Deegener
1912c. completion
1913a. b
C9



LIBRARY OF



1885–1956

PROPERTY OF
Z. P. METCALF



dem Trommelfell (Tympanum) und dessen Einfassung und befinden sich unmittelbar oberhalb des Hüftgelenkes in der Mitte der Seitenansicht als scharf umschriebene Vertiefungen. Diese sind je von einem chitinösen Ringe eingefaßt, welcher bei den verschiedenen Gattungen und Arten das Trommelfell von oben her mehr oder weniger überwölbt (v. Siebold 1844). Bei *Rhomalea centurio* (einer mexikanischen Heuschrecke) sind die Trommelfelle völlig offen, bei *Acridium tartaricum* Cyr. und *Mecostethus grossus* L sinken sie tiefer in die Körperwand ein (Graber 1875) und bei *Stenobothrus viridulus* L., *Gomphocerus antennatus* Fieb. und

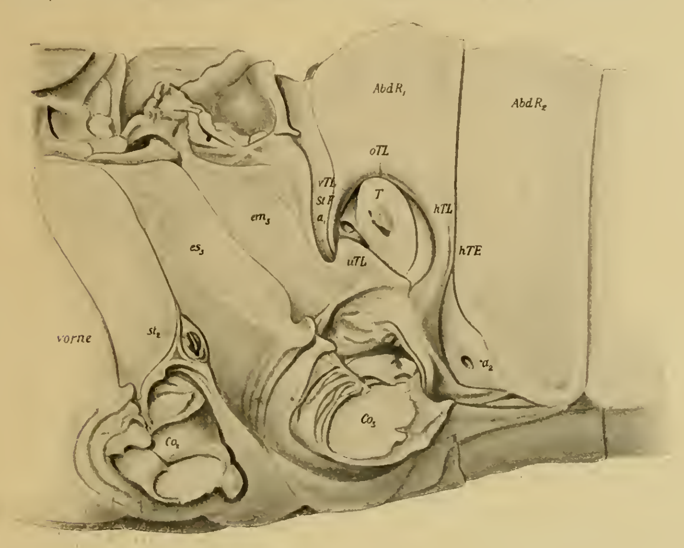


Fig. 97.

Situsbild der Tympanalregion von *Mecostethus grossus* L. ♀, linke Körperseite. Flügel entfernt, zweites und drittes Bein in der Coxa abgeschnitten. Vergr. ca. 12:1. (Schwabe 1906.)

Co_2, Co_3 Coxa des zweiten und dritten Beinpaares. a_1 Tympanalstigma. a_2 zweites Abdominalstigma. st_2 zweites Thoracalstigma. es_3 Episternum des Metathorax. em_3 Epimerum des Metathorax. *Abd R*$_1$ erstes Abdominalsegment. *Abd R*$_2$ zweites Abdominalsegment. *oTL* obere Tympanalleiste. *hTL* hintere Tympanalleiste. *hTE* bintere Trommelfelleinfassung. *uTL* untere Tympanalleiste. *StF* Stigmenfeld. *vTL* vordere Tympanalleiste. *T* Trommelfell.

rufus L. steht die fast geschlossene Trommelfelltasche nur noch durch einen schmalen Spalt mit der Außenwelt in Verbindung (Schwabe 1906). Bei *Mecostethus grossus* L. ist der Ausschnitt des ersten Abdominalsegmentes hufeisenförmig und vorn und unten durch den beilförmigen Fortsatz der Pleura des Metathorax zu einer von vorn und oben nach hinten und unten gerichteten elliptischen Öffnung geschlossen, welche in die Trommelfelltasche führt. Die vordere Tympanalleiste beginnt als niedriger Wulst neben dem vorderen Ende des beilförmigen Fortsatzes, dessen erhöhte Kante die untere Tympanalleiste bildet, hebt sich darauf nach oben zu allmählich heraus und geht gleichmäßig in die

weit überhängende obere Tympanalleiste über (Fig. 97). Diese setzt sich dann in derselben Weise in die allmählich abfallende hintere Tympanalleiste fort, welche neben dem hinteren Ende des beilförmigen Fortsatzes endet. Das Trommelfell nimmt nicht den ganzen Boden der Tasche ein, sondern zwischen ihm und der vorderen und unteren Trommelfelleiste bleibt ein annähernd dreieckiger Raum, in welchem das erste Abdominalstigma liegt (Graber's tympanales Stigmenfeld). Der Übergang der Trommelfelleinfassung in das Trommelfell bildet den Trommelfellrahmen; er umfaßt das ganze Trommelfell bis auf die faltige Integumentpartie, welche den Einfassungsring unterbricht. — Das Trommelfell ist äußerst elastisch, fast gummiartig dehnbar und zähe, und seine Form ist auch bei Individuen derselben Art nicht konstant. Bei *Mecostethus grossus* L. hat es gewönlich die Gestalt einer ovalen Fläche, welche sich von vorn nach hinten in einem Winkel von 45 Grad in den Körper einsenkt. In seiner Mitte verläuft annähernd parallel zum Längsdurchmesser eine starre prominente Falte, an deren oberem Ende das Tympanum ein Loch aufweist, welches in einen blind geschlossenen, nach innen gerichteten Chitinkörper führt. Gleich oberhalb des Loches liegt eine dunkler gefärbte Partie mit undeutlichen Grenzen und in einiger Entfernung davon, mehr nach hinten und oben zu, eine kleine gelbbraune Erhebung. Diese Bildungen (Trommelfellkörperchen; siehe unten!) teilen das Trommelfell in ein vorderes, aus einer dicken, mit Längsreihen kleiner Stacheln versehenen Cuticula bestehendes und in ein hinteres Tympanalfeld ein, dessen nach dem oberen und hinteren Rande zu sehr dünn werdende Cuticula ebenfalls teilweise mit kleineren Dörnchen ausgestattet ist. An gewissen Stellen des Trommelfelles findet man zahlreiche kleine Sinneshaare (Schwabe); seine Matrix besteht aus einer einschichtigen Epidermzellenlage, die einer zarten inneren Basalschicht aufliegt, welche von Graber als Basalmembran angesprochen wurde und nach Schwabe wie die Cuticula aus Chitin besteht. Zwischen ihr und der Matrix finden sich wandernde Fettzellen und ein fein verzweigtes Nervennetz.

Die schon kurz erwähnten Trommelfellkörperchen sind typisch gebaute, jedoch bei den einzelnen Spezies mehr oder minder variable Trommelfellgebilde in Gestalt teils starrer Faltungen und Ausbuchtungen, teils einfacher, charakteristisch geformter Verdickungen der Cuticula, welche immer in der gleichen Anzahl und in konstantem Lagenverhältnis gefunden werden. Man kann folgende Trommelfellkörperchen unterscheiden:

1. Das rinnenförmige Körperchen, eine steife, nach außen vorspringende faltenartige Ausstülpung des Trommelfells mit gleichmäßig dicker Wandung; es geht oben schmal und mit scharfer Kante aus dem vorderen Rande des über ihm liegenden Loches (der Öffnung des zapfenförmigen Körperchens) hervor; sein Querschnitt ist gewöhnlich unregelmäßig halbkreisförmig. Bei manchen Formen (*Psophus stridulus* L.) ist das rinnen- oder kahnförmige Körperchen sehr flach und trägt bei *Acridium aegypticum* L. sogar eine längsgerichtete, nach außen konkave, furchenartige Vertiefung. Unmittelbar auf das rinnenförmige Körperchen folgt eine nach innen gerichtete Trommelfellfalte. Ihre äußere konkave Seite bildet die Fortsetzung des Zapfenlumens und geht innen in die untere Wand des zapfenförmigen Körpers über (vgl. Fig. 98, Querschnitt durch das obere Ende des rinnenförmigen Körperchens und Längsschnitt durch den Zapfen). Das rinnenförmige Körperchen dient

als einziges von allen Trommelfellkörperchen dem tympanalen Nervenendorgan weder zur Anheftung, noch wird es von diesem berührt. Es ist Behälter für ein spezifisches Hautsinnesorgan, dessen Chitinporen großenteils am Grunde der hinteren Falte verborgen liegen. Das rinnenförmige Körperchen ist ein kräftiges, mit Hautsinnesorganen ausgestattetes Schild zum Schutze des nach innen von ihm gelegenen, nervösen Tympanalorgans. — Schwabe glaubt dieses Sinnesorgan als Geruchsorgan auffassen zu dürfen und sagt darüber: „Eine äußerst sympathische Hypothese Nagel's besagt, daß die Grubenkegel der



Fig. 98.
Querschnitt durch das obere Ende des rinnenförmigen Körperchens und Längsschnitt durch den Zapfen des Tympanalorgans der Acridiiden. (Schwabe 1906.)

Riechwerkzeuge (vgl. antennale Sinnesorgane) nur dann in Tätigkeit treten können, wenn bewegte Luft in die Gruben eindringt, und daß demnach die Insekten, um gut riechen zu können, ihre Riechorgane gegen die Luft bewegen müssen. sei es durch Bewegen der Antennen oder während des Fluges. Die tympanalen Geruchsgruben der Acridiodeen werden nun auch beim sonst vollständig ruhigen Tiere durch die Atmung in einer ständigen rhythmischen Bewegung gehalten, so daß, ähnlich wie bei der Regio olfactoria der Säugetiernase, fortwährend bewegte Luft über sie hinwegstreicht."

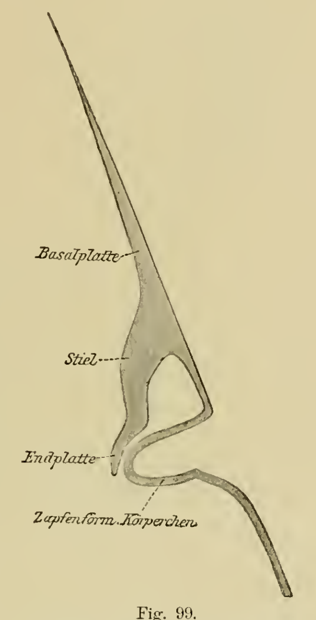


Fig. 99.
Transversalschnitt durch das Trommelfell (Acridiidae); schematisch, vergr. (Schwabe 1906.)

2. Das zapfenförmige Körperchen beschreibt Schwabe als eine fast drehrunde Einstülpung des Trommelfells, die frei ins Körperinnere hineinragt. Die Zapfenöffnung liegt auf der Außenseite des Tympanums unmittelbar hinter und über dem oberen Ende des rinnenförmigen Körperchens und ihre Form variiert sogar bei Individuen derselben Art. Der Zapfen ist starr und unbiegsam, seine Innenfläche ziemlich uneben, jedoch nicht mit Schüppchen ausgekleidet (gegen Graber); Fig. 99.

3. Das stielförmige Körperchen ist ein solider Chitinauswuchs, der an der Innenseite des Trommelfells oberhalb des Zapfens und etwas

entfernt von ihm frei in das Innere tritt und sich dann nach unten gegen den Zapfen wendet (Fig. 99), über dem er sich plattenartig verbreitert, um dessen Oberseite zu bedecken, ohne mit ihm (auch nicht im Bereiche des Epiderms) zu verschmelzen. In seiner Größe und Form ist es das variabelste von allen Trommelfellgebilden.

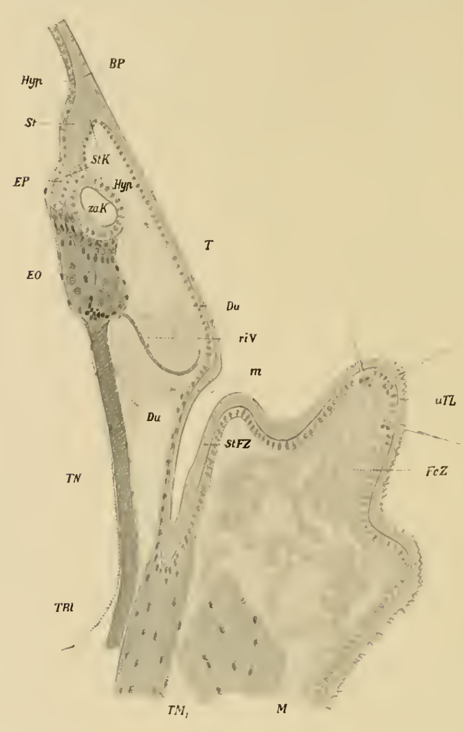


Fig. 100.

Das tympanale Endorgan (*EO*) und seine Stellung zum Trommelfell (*T*) im Transversalschnitt, von *Mecostethus grossus* L. ♂, halbschematisch aus mehreren Schnitten kombiniert. Das zapfenförmige Körperchen (*zaK*) ist, da die Schnittrichtung etwas schräg von hinten und oben nach vorn und unten fallen muß, quergeschnitten und erscheint als Ring; das stielförmige Körperchen (*stK*) ist in seiner ganzen Längsausdehnung getroffen. Die faltenartige Duplikatur der äußeren Tympanalblase (*Du*), welche Nerven (*ri V*) und Endorgan (*Tn*) einhüllt, ist teilweise erhalten; man sieht die Zickzacklinien ihrer modifizierten Taeniolen. Stigmenfeldzapfen (*StFZ*) mit vorderem Tympanalmuskel (TM_1); *M* Brustmuskel; *FeZ* Fettzellen; *uTL* untere Tympanalleiste; *m* Öffnung des Stigmenfeldzapfens; TR_1 Trachee für die Brustmuskeln; *EP* Endplatte des stielförmigen Körperchens; *Hyp* Epiderm; *St* Stiel des stielförmigen Körperchens; *BP* Basalplatte des stielförmigen Körperchens. — Vergr. ca. 90 : 1. (Schwabe 1906.)

4. Das birnenförmige Körperchen steht mit den übrigen Trommelfellkörperchen nicht direkt in Verbindung. Es liegt als scharf umschriebene, solide Chitinperle von der Form einer flach gedrückten Birne im hinteren Tympanalfelde; die Spitze der Birne zeigt nach der Zapfenöffnung. Das Körperchen bildet sowohl auf der Innen- als auch auf der Außenseite des Tympanums einen kleinen Buckel und ist in Größe, Form und Lagerung wenig variabel. (Schwabe.)

Nerven der Tympanalregion (nach Schwabe). Aus dem dritten Thorakalganglion geht seitlich am hinteren Ende der gemeinschaftliche, 35 μ dicke Stamm aller in Frage kommenden Nerven

der Tympanalgegend hervor. Eine Strecke weit oberhalb der Beinöffnung teilt er sich in zwei ziemlich gleich starke Äste, den Tympanalnerv und Herznerv (Schwabe) oder Stigmenverschlußnerv (Graber). Der Tympanalnerv, dessen Verlauf Schwabe genauer darstellt, geht in das untere Ende des nervösen Endorganes über, ohne dem Tympanum anzuliegen. Das in dem rinnenförmigen Körperchen gelegene „Organ der Rinne" (Schwabe) wird von einem besonderen Nerven versorgt.

Das tympanale Nervenendorgan (Müllersches Endorgan). Die Längsachse dieses Organs liegt ungefähr in der Verlängerung des Tympanalnerven, der in seinem Endabschnitt fast senkrecht nach oben steigt. Es ist an den Trommelfellkörperchen so befestigt, daß es mit dem eigentlichen Trommelfell nicht in Berührung kommt (Fig. 100). Seine Anheftungsfläche wird durch eine Längsfurche, die vorn ganz schmal und seicht beginnt, nach hinten aber allmählich tiefer und breiter wird, in einen inneren und äußeren Abschnitt zerlegt. Die so zustande kommende Spaltung des oberen Organbezirkes in zwei nach hinten divergierende Teile gestattet die übrigens für die Beurteilung des inneren Baues ziemlich belanglose Unterscheidung eines Stielabschnittes und eines Zapfenabschnittes. Vorn im Bereiche der Zapfenspitze gehen die beiden Abschnitte ganz gleichmäßig in einander über. Das Organ springt hier vom stielförmigen auf das zapfenförmige Körperchen über, ohne daß äußerlich eine trennende Furche bemerkbar ist. Der Zapfenabschnitt heftet sich größtenteils nur an die

Fig. 101.
Sinneszelle und Endapparat aus den Endschläuchen des Tympanalorgans der Acridiiden; schematisch, vergr. (Schwabe 1906.)

äußere Seite des Körperchens an, der Stielabschnitt befestigt sich an dem zackigen Rande der Stielplatte. Am oberen Ende des Stielabschnittes in der Höhe des Zapfens geht von der Hinterseite des Organs der spindelförmige Fortsatz aus; aus der Anschwellung dieses Fortsatzes geht nach dem birnförmigen Körperchen ein dünner Strang hervor, der sich an die Matrix der Spitze des Trommelfellkörperchens anheftet. — Die viel eingehendere Darstellung Schwabe's konnte hier nur stark gekürzt wiedergegeben werden.

Fig. 102.

a Optischer Längsschnitt, *b* Seitenansicht, b_1, b_2 Querschnitte durch die basale und mittlere Ringzone, b_3 durch den Stiftkopf des stiftförmigen Körperchens aus dem tympanalen Endorgan der Acridiiden. Vergr. 2000 : 1. (Schwabe 1906.)

Die Auffaserung der Nerven innerhalb des Organs findet in der Weise statt, daß jede Sinneszelle von einer Nervenfaser versorgt wird. Die Sinneszellen sind lang ausgezogen und am distalen Ende von zwei Hüllzellen umkleidet; ihre Basis empfängt eine Nervenfaser des Tympanalnerven, während ihre Oberfläche sich an die Trommelfellkörperchen ansetzt. Die

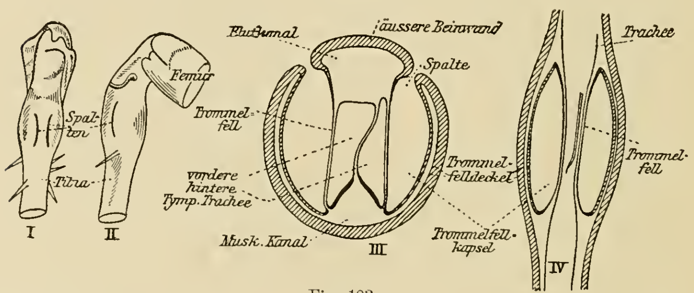


Fig. 103.

Tympanalorgan der Locustiden. *I* Außenansicht; *II* Seitenansicht der Tibia. *III* Horizontaler Querschnitt durch die Mitte der Tympanalregion. *IV* Transversaler Längsschnitt durch die Tibia. (Schwabe 1906.)

Sinneszelle schließt ein charakteristisches stiftförmiges Körperchen ein. Zwischen den Sinneszellen und ihren Hüllzellen (die zusammen die sogenannten Sinnesschläuche bilden) breitet sich eine mächtig entwickelte, faserige Stütz- oder Hüllsubstanz aus, welche in einem

großen Bindezellenhaufen an der Basis des Organs wurzelt. Die Isolierung der Endschläuche geschieht in der oberen durchsichtigen Partie durch eine hyaline Zwischensubstanz. Im Gegensatze zu der unregelmäßigen Lage ihrer proximalen Partie haben die distalen Enden der Schläuche in der hellen Endzone das Bestreben, in möglichst gerader Richtung ihren Insertionspunkt zu erreichen. Sämtliche Sinnesschläuche führen in toto, ähnlich den Drähten eines Kabels, eine $^{1}/_{4}$ bis $^{1}/_{2}$ Windung um die Längsachse des Organs aus. Den feineren Bau des einzelnen Sinnesschlauches (der Sinnesnervenzelle und ihrer Hilfszellen) veranschaulicbt Fig. 101 und 102. —

2. Locustidae. Bei den Locustiden liegen die Tympanalorgane in den Tibien der Vorderbeine. Schwabe gibt von ihnen folgende (hier natürlich gekürzte) Beschreibung:

An der Außenseite der Vordertibia näher dem Tibiofemoralgelenk befinden sich zwei schmale, symmetrisch gelagerte und in der Mitte schwach einwärts gebogene Spalten, deren jede in einen linsenartig gestalteten Hohlraum (Trommelfelltasche) führt, dessen innere Wand größtenteils vom Trommelfell, die äußere von einer Hautduplikatur (Trommelfelldeckel) gebildet wird (Fig. 103). In der äußeren Längshälfte des Tympanums befindet sich ein in der Aufsicht ovaler, undurchsichtiger Fleck, welchen eine durchsichtige, sehr dünne, innere Zone halbmondförmig umgibt. Unabhängig von diesen Zonen trägt das Trommelfell (nur bei Imagines) an der medianen Fläche mehr dem äußeren Rande zu eine schmale Chitinleiste, welche nach innen konvex der inneren Beinseite annähernd parallel läuft (Trommelfelleiste). Im oberen Ende der Tibia werden durch die seitlichen Verwachsungen der zentral liegenden Trachee mit der Beinwandung zwei in der Längsrichtung des Beines verlaufende Kanäle abgegrenzt, die vom Knie bis zum distalen Ende der Tympanalregion nirgends in direkter Verbindung stehen und im Bereiche der Trommelfelle ganz streng von einander geschieden sind: den Blut, Fett und feine Tracheen führenden „Blutkanal" zwischen Trachee und Außenwand des Beines und den „Muskelkanal" an der Beugeseite der Tibia, welcher Muskeln, Sehnen und Nerven enthält.

Das hervorstechendste Merkmal im Aufbau der tibialen Sinnesorgane der Locustiden besteht in ihrer flächenhaften Ausbreitung, im Gegensatz zu den Acridiiden, bei welchen sich die Endschläuche strickartig zusammengedreht haben. Schwabe teilt mit Adelung das Organ nach der Gruppierung der Sinneszellen und ihrer Endschläuche in drei Abschnitte: das Subgenualorgan, das Zwischenorgan und die Hörleiste oder Crista acustica (Fig. 104).

Das Subgenualorgan liegt unmittelbar über der Tympanalbildung als ein kappenartig in den Blutkanal hineinragendes Gebilde. Seine Sinneszellen liegen in einem hufeisenförmigen Bogen, dessen Schenkel nach innen und unten gerichtet sind, fast unmittelbar am Integument. Die Endschläuche durchqueren als vollkommen geschlossenes System, nebeneinander in gerader Richtung verlaufend, das Beinlumen und heften sich neben und unter dem Ende der Sinneszellenreihe an eine umschriebene Stelle der hinteren Tibienwand an. Mit der Trachee steht das Organ nicht in direkter Verbindung (Schwabe).

Das Zwischenorgan entsteht aus zwei zusammenhängenden Sinneszellengruppen, die sich an der vorderen Beinseite zwischen Integument und dem Ende des subgenualen Sinneszellenbogens eingeschoben haben.

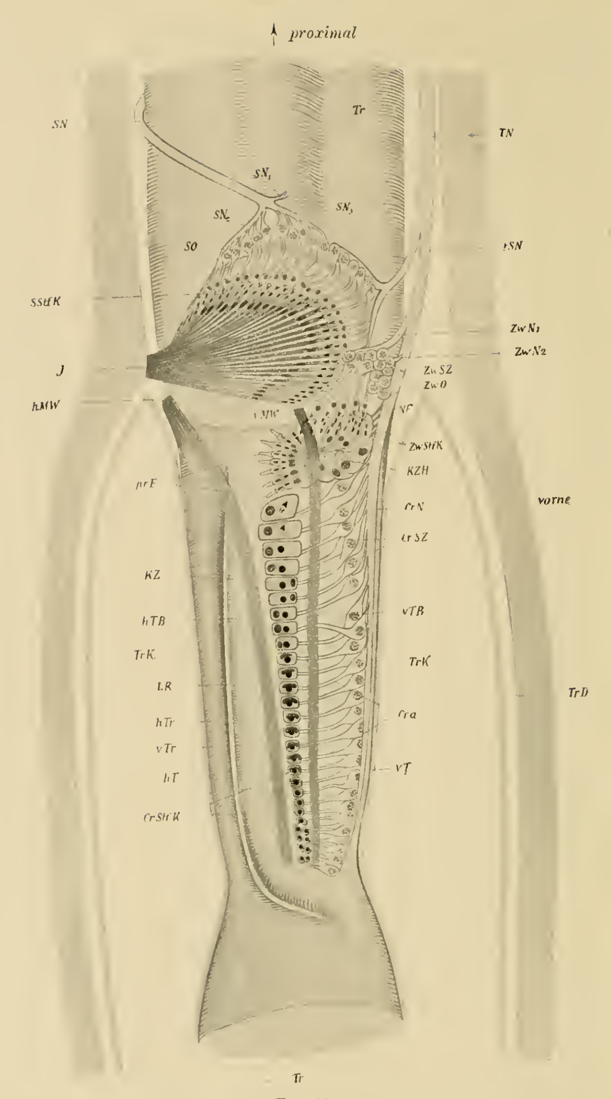


Fig. 104.

Gesamtbild der tibialen Sinnesapparate von *Decticus verrucivorus* L. in ihrer natürlichen Anordnung und in Verbindung mit der Trachee nach Entfernung der

Fortsetzung siehe Seite 169.

Die Endschläuche sind flächenhaft geordnet und verlaufen alle in distaler Richtung, um sich der Reihe der Cristaendschläuche anzuschließen (Schwabe).

Die Crista acustica (Hörleiste, Sieboldsches Organ) geht direkte Beziehungen mit der Tympanaltrachee ein. Ihre Sinneszellen schließen sich denen des Zwischenorgans an und liegen wie diese immer an der vorderen Beinseite. Sie ziehen in einreihiger oder alternierender Anordnung an der äußeren Tracheenkante entlang. Die Endschläuche liegen in parallelen Reihen auf der Trachee, die ersten schon über den Trommelfellen, aber innerhalb der Tympanalbildung, die untersten über der Wiedervereinigung der sich spaltenden, tympanalen Tracheenäste wenig unter der Mitte der Tympana.

Nerven: In die Tibien treten aus dem Prothorakalganglion zwei Nervenstämme ein, der Beinnerv und der Tympanalnerv. Der stärkere Beinnerv spaltet sich im Kniegelenk in zwei gleich dicke (Tibial- und

Fortsetzung der Erklärung zu Fig. 104 auf S. 168.

äußeren Beinwand von außen gesehen. Schematisierung nach Möglichkeit vermieden, war aber bei Wiedergabe des Subgenualorgans (*SO*) und Zwischenorgans (*ZwO*) nicht ganz zu entbehren; in der Crista acustica (*Cra*) ist dagegen jeder Endschlauch (mit Ausnahme der untersten) mit dem Prisma gezeichnet. — Im Subgenualorgan (*SO*) sind nur die obersten Sinneszellen zu sehen, die distalen (vorderen und hinteren) werden von den Endschläuchen verdeckt. Die subgenualen Endschläuche laufen zuerst alle eine kurze Strecke am Integument nach unten, durch faseriges Bindegewebe fixiert und zusammengehalten, und wenden sich dann in gerader Richtung nach ihrer an der Hinterwand liegenden Insertionsstelle (*I*). Die stiftförmigen Körperchen (*SStfK*) liegen ebenso wie die Sinneszellen in einer kontinuierlichen Bogenreihe. Wir sehen die distale Organfläche, die auf der proximalen Seite liegenden accessorischen Zellen sind daher nicht mitgezeichnet. — Das Zwischenorgan schiebt sich zwischen vordere Beinwand und Subgenualorgan ein. Das Sinneszellenband (*ZwSZ*) des oberen Nerven des Zwischenorgans (ZwN_1) liegt horizontal an der vorderen und äußeren Beinwand, das des kleineren unteren Nerven (ZwN_2) mehr innen und vertikal. Aus der Sinneszellengruppe des oberen Nerven entstehen die äußeren Endschläuche, von denen fünf gezeichnet sind. Von den inneren Endschläuchen sind nur die stiftförmigen Körperchen (*ZwStfK*) eingetragen, um die Richtung der Schläuche und ihren Anschluß an die Crista anzudeuten. Die Kappenzellen des Zwischenorgans bilden zusammen mit denen der sieben proximalen Endschläuche der Crista einen kompakten Zellhaufen (*KZH*), welcher, von außen gesehen, den trachealen Abschnitt der oberen Cristaendschläuche verdeckt. — Die Crista acustica zerfällt in die proximalen Endschläuche (*pr. E*) und in die eigentliche Crista (*Cra*). Die Nervenfaser (*NF*) des obersten Endschlauches entspringt unmittelbar unter der untersten Sinneszelle des Zwischenorgans. *GrSZ* Sinneszellen der Crista. Der der Trachee anliegende Abschnitt der eigentlichen Cristaendschläuche ist bis auf den von den Kappenzellen (*KZ*) überdeckten Teil ganz übersichtlich. Den in der Medianebene stehenden Abschnitt sieht man in der Vertikalprojektion, in der Mitte der großen Kappenzellen die stiftförmigen Körperchen (*GrStfK*) als dunkle kreisrunde Figürchen. — Von der Deckmembran der Crista sind nur die beiden bandartigen Verdickungen gezeichnet, die zu beiden Seiten der Kappenzellen neben dem medianen Endschlauchabschnitt entlang laufen: Tragebänder der Crista (*vTB* u. *hTB*); das vordere Band läuft bis zur Spitze des Kappenzellhaufens (*KZH*) und tritt von hier, als vorderes Aufhängeband (*vMW*) bezeichnet, an die äußere Beinwand. Das hintere Trageband vereinigt sich ungefähr in der Höhe des vorderen Aufhängebandes mit einem Suspensorium der Trachee zur hinteren Membranwurzel (*hMW*). Die Längsfurche (*LR*), welche in der Nähe des hinteren Trommelfells nach unten verläuft und sich unterhalb der Crista in S-förmigem Bogen nach vorn wendet, deutet die Zweiteilung des Tracheenstammes (*Tr*) in eine vordere und hintere Tympanaltrachee (*vTr*, *hTr*) an. *TrK* Trommelfellkapsel; *hT*, *vT* hinteres, vorderes Trommelfell; *SN* Subgenualnerv; *TN* Tympanalnerv; *tSN* Subgenualast des Tympanalnerven: *CrN* Cristanerv; *TrD* Trommelfelldeckel. — Vergr. ca. 130 : 1. (Schwabe 1906.)

Tarsalnerv) und einen schwächeren Ast, den Subgenualnerven. Kurz bevor dieser an die Sinneszellenreihe des Subgenualorgans tritt, teilt er sich (bei *Decticus verrucivorus* L.) in drei Äste, deren einer sich direkt nach außen an das Epiderm wendet, um hier die Sinneshaare zu versorgen, während die beiden anderen gabelartig auseinandergehen und sich der Innenseite des Sinneszellenbogens dicht anlegen, indem der eine an dessen vorderem, der andere am hinteren Schenkel entlang läuft. Der vordere Ast versorgt jedoch nur einen Teil der vorderen Endschläuche, die übrigen stehen mit einem Ast des Tympanalnerven in Verbindung. — Der Tympanalnerv ist rein sensorischer Natur und von seinem Ursprunge an von den anderen Beinnerven vollkommen getrennt. Er innerviert einen Teil des Subgenualorgans, das Zwischenorgan und die Hörleiste.

Die subgenualen Endschläuche weisen nicht nur dieselben Zellen und Zellbestandteile auf, wie die Acridiiden-Schläuche, sondern die konstituierenden Elemente haben auch die gleichen Lagebeziehungen. Hinsichtlich der Unterschiede namentlich im Bau der Stifte muß auf Schwabe's Arbeit verwiesen werden. — Auch der Bau der Endschläuche des Zwischenorgans stimmt mit den gleichen Bildungen der Acridiiden sehr überein. Eine eingehende Schilderung der Crista acustica und der in ihrer Form bei den Locustiden recht verschiedenen stiftchenförmigen Körperchen müssen wir uns mit Rücksicht auf den verfügbaren Raum leider versagen und auf die ausgezeichnete Darstellung von Schwabe verweisen.

3. Gryllidae. Die Tympanalorgane der Grylliden liegen an derselben Stelle wie die der Locustiden und haben auch die gleiche Zusammensetzung. An die Trommelfelle, welche eine umgewandelte verdünnte Partie der Tibiencuticula darstellen, legt sich innen als Cavum tympani die Trachee an, auf welcher sich im Blutkanal die nervösen Endorgane in einer ganz ähnlichen Lagerung ausbreiten wie bei den Locustiden; wir sehen daher von eingehender Darstellung ab und verweisen auf Schwabe. —

Funktion der Tympanalorgane der Orthopteren.

Sowohl der feinere Bau der tympanalen Organe, als auch die Tatsache, daß die Acridiiden, Locustiden und Grylliden lauterzeugende Apparate (siehe diese!) besitzen, sprechen sehr für die allgemein verbreitete Überzeugung, daß wir es in den vorbeschriebenen Bildungen mit Gehörorganen zu tun haben. Diese Auffassung hat sich durch unzweideutige Experimente bisher nicht bestätigen lassen, und nach Graber (1882) sollen die Locustiden auch nach Entfernung ihrer Tympanalorgane noch zu hören vermögen. Übrigens sei bemerkt, daß ein Subgenualorgan nicht nur bei den mit Tympanalorganen ausgestatteten, sondern auch bei anderen Insekten entwickelt ist, bei welchen sie schon Graber nachwies.

Radl (1905) kommt hinsichtlich des Gehörs der Insekten (unter Berücksichtigung der gleich noch zu besprechenden Chordotonalorgane) zu folgender Auffassung: „Es fallen alle Versuche negativ aus, durch welche man beweisen wollte, daß die Insekten (die zirpenden nicht ausgenommen) auf reine und einfache Töne reagieren, es ist aber mehr oder weniger leicht, bei den Insekten Reaktionen auf solche Geräusche hervorzurufen, welche wir fühlen können. Namentlich die Töne, welche

dem Zirpen der Heuschrecken ähnlich sind und durch das Reiben einer Feile an einem Grashalm oder an einem Eisen- oder Glasstäbchen hervorgebracht werden, sind wirkungsvoll. Die Reaktionen an dem Tier sind kein Tasten, denn die Reaktionen auf die Berührung fallen anders aus. — Es läßt sich kein Anhalt dafür finden, daß die Töne oder Geräusche auf die Insekten irgendwie orientierend wirken. Das Zirpen scheint mehr der Ausdruck der inneren Zustände des Tieres zu sein (wie das Singen der Vögel), als ein Anlocken der Weibchen durch die Männchen.” — Alle bekannten „Tatsachen weisen darauf hin, daß der Gehörsinn bei den Insekten vorhanden ist, wohl aber viel einfacher entwickelt als bei den höheren Wirbeltieren. Seine anatomischen wie physiologischen Grundlagen sind jedoch nicht in den Tastorganen und Berührungsreizen zu suchen, sondern anatomisch in den Sinnesorganen, welche die Muskeltätigkeit registrieren, und physiologisch in den Gemeingefühlen. Das Gehör der Insekten ist ein verfeinertes Muskelgefühl”.

Fig. 105.
Schrägansicht des Meso-Metathorax und ersten Abdominalsegmentes von *Corixa* (Imago) nach Entfernung der Flügel. Richtung des Pfeiles = dorsale Mittellinie. Vergr. ca. 20 : 1. (Hagemann 1910.)

Sbp_2 u. *Sbp_3* Subcoxalplatte des Meso- (2) nnd Metathorax (3). *H* Hohlraum. *W* Wulst. *Ko* Kolben. *Sti* Stigma. *Fs* Fortsatz zur Stütze des Deckflügels. *R* Luftrinne. *Pt_3* metathorakales Paratergit. *C* Coxa des dritten Beinpaares. *T_2* Mesonotum. *T_3* Metanotum. *T_4* Tergit des 1. Abdominalsegmentes. — Die Linie *A—B* bezieht sich auf einen hier nicht wiedergegebenen Schnitt.

4. **Das Tympanalorgan bei Hemipteren.** Das Tympanalorgan von *Macrocorixa geoffroyi* (Leach): Wenn man den Deckflügel vorsichtig emporhebt, sieht man vom Rücken her in einen Hohlraum hinein (Fig. 105, H), aus welchem ein gelbrot gefärbter, kolbenförmiger Körper hervorragt. Am Grunde des Hohlraumes liegt das zweite Spiraculum (Fig. 106, Sti), dorsalwärts von ihm eine ellipsoide helle Fläche, die großenteils von der Basis des kolbenförmigen Körpers bedeckt wird und dunkel umrahmt ist. Die in den Rahmen eingespannte Membran (M) ist peripherisch glatt, mehr zentralwärts radiär gestreift, wahrschein-

lich infolge einer Faltenbildung der Membran selbst, welche dazu bestimmt zu sein scheint, dieser eine größere Elastizität zu geben. Am Rande einer elliptischen Ausbuchtung der radiär gestreiften Membran erhebt sich der Sinneskörper mit seinem umfangreichen Basalteil (*B*) und dem kolbenförmigen Körper; am Übergang dieser beiden Teile des Sinneskörpers ineinander steht ein Höcker, der sich in seinem distalen Teile in zwei Chitinkuppen spaltet. Zu dem Sinnesapparat gehört ferner ein flaschenförmiges Gebilde (*Fl.*), das sich auf der hinteren Seite in das umgebende dickere Chitin fortsetzt, und ein wulstförmiges, dorsalwärts vom Sinnesorgan gelegenes, annähernd rechteckiges Chitinstück von tief dunkler Farbe (Fig. 106, *W*). Die zugehörige Trachee tritt mit starker Erweiterung an Wulst, Sinnesorgan und Spiraculum heran. Die Anlehnung der äußeren Wand der Tracheenerweiterung sowohl an die glatte, als auch an die radiär gestreifte Membran, ist so innig, daß sie an Totalpräparaten nicht gelöst werden kann. Die dem Wulst und Sinnesorgan anliegende Tracheenwand entbehrt der Spiralfalte. — Der Sinneskörper hat keine eigene Muskulatur. Die Lage des eintretenden Nerven zeigt Fig. 106 (*W*). Er schwillt zu einem Doppelganglion an, von welchem zwei gleich starke Stränge ausgehen (*St*), die, am Grunde des Flaschenkörpers verlaufend, schließlich in den beschriebenen Höcker eintreten; der eine Strang endet nach bauchiger Verdickung in einer der Kuppen, der andere löst sich mehr pinselartig auf und endet größten-

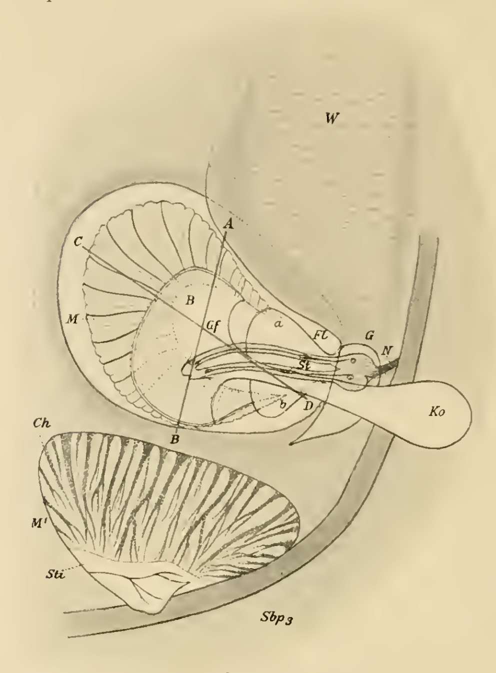


Fig. 106.

Totalbild von Wulst, Sinnesorgan und Spiraculum 2 der Imago von *Corixa*. Vergr. 135 : 1. (Hagemann 1910.)

W Wulst. *M* radiär gestreifte Membran. *B* Basis. *Gf* Ganglienfortsatz. *St* Stift. *Fl* Flaschenförmiger Teil des Sinnesorgans. *G* Ganglion. *N* Nerv. *Ko* Kolben. *Ch* Chitinbäumchen der Stigmenmembran. *M*₁ Stigmenmembran. *Sti* Stigma. *Sbp*₃ Subcoxalplatte des Metathorax. *a*, *b* Enden der radiär gestreiften Membran (*M*).

[*A-B*, *C-D* bezeichnen die Lage hier nicht wiedergegebener Schnitte.]

teils in der anderen Kuppe. In jeden Strang ist nahe dem Ganglion ein stiftchenförmiger Körper eingelagert, es handelt sich also um scolopofere Nervenendigungen. Die Stiftchen haben ungefähr die Gestalt einer schlanken Birne, die auch ihrem Stiel gegenüber spitz ausläuft (Fig. 107) und sich in einen Faden auszieht, der bis in den Höcker verfolgt werden kann. Der Faden ist straff gespannt und liegt annähernd in der Mitte des vom Ganglion ausgehenden Stranges. In ihrem Bau stimmen die Stifte mit denen der Acridiiden sehr überein und enthalten einen Achsenfaden, der einerseits im Endknöpfchen endet, andrerseits zum Ganglion zieht, in welchem sich die zum Stiftchen gehörige Sinneszelle vorfindet.

Vergleicht man dies Organ mit dem Tympanalorgan der Acridiiden, so entspricht dem Trommelfell die glatte und radiär gestreifte Membran, der Tympanalblase die Tracheenerweiterung, den Trommelfellkörperchen der Sinneskörper. Ein auffallender Unterschied liegt in der geringen Anzahl der Stifte (2) bei *Corixa*. In den Übereinstimmungen kann es sich natürlich nur um Konvergenzen handeln. Hagemann (1910), dem wir die Untersuchung des beschriebenen Sinnesorgans verdanken, sieht wohl mit Recht in ihm ein Tympanalorgan; dafür spricht nicht nur sein Bau, sondern auch die Tatsache, daß die Corixen lauterzeugende Organe (vgl. diese!) besitzen, wie die springenden Orthopteren. Vorgenommene Experimente scheinen jedoch zu beweisen, daß die Tiere noch andere schallempfindliche Organe besitzen.

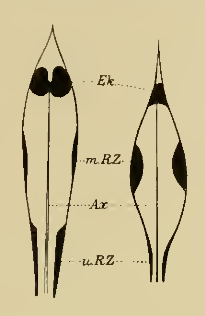


Fig. 107.
Links: optischer Längsschnitt eines Acridiidenstiftes (nach Schwabe). Rechts: optischer Längsschnitt durch einen *Corixa*-Stift. (Hagemann 1910.)
Ek Endknöpfchen im Stift. *m Rz* mittlere Ringzone. *Ax* Achsenfaden. *u RZ* untere Ringzone.

Hagemann hat das tympanale Organ außer bei *Macrocorixa geoffroyi* (Leach) auch bei verschiedenen Arten der Gattung *Corixa*, bei *Callicorixa praeusta* (Fieb.) und *Cymatia coleoptrata* F. nachgewiesen. Auch bei *Sigara* (Leach) ist es vorhanden, einer Form, welche als Tonproduzentin sicher bekannt ist. Den Gattungen *Nepa*, *Notonecta*, *Naucoris* und *Ploea* fehlt dies Organ (Hagemann 1910).[1]

B. Chordotonalorgane.

Diese von Leydig gefundenen und zuerst eingehend von Graber (1882) beschriebenen, später bei einer großen Anzahl von Insekten nachgewiesenen Sinnesorgane sprach Graber als Gehörorgane an und stützte sich hierbei auf folgende Punkte: die Chordotonalorgane enthalten „Gehörstifte" von ähnlicher Form wie die Sinneszellen der Tympanalorgane der Orthopteren und sind in der Regel saitenartig im Körperinnern zwischen zwei solchen Punkten der Haut ausgespannt, welche gegeneinander kaum beweglich sind und die gleiche Entfernung voneinander beibehalten. Ferner kam Graber durch Experimente zu der Auffassung, daß die Insekten wirklich hören und ihr Gehör kein Tasten sei. Radl (1905) hat sich durch anatomische Untersuchung und Versuche davon überzeugt, „daß diese Organe wirklich höchst wahrscheinlich dem Gehör dienen, nebstdem jedoch, und zwar auf den niedrigen

[1]) Vergl. d. Anmerkung 2, S. 221.

Entwicklungsstufen ausschließlich oder vorwiegend, Organe des Muskelsinnes sind, analog denjenigen, welche in den Sehnen der Wirbeltiere vorkommen." Für diese seine Annahme führt Radl folgende Gründe ins Feld: gegen Graber's Behauptung, daß die Chordotonalorgane zwischen unbeweglichen Punkten befestigt sind, fand er, daß die in den Antennen, im Kopf, in den Rumpfsegmenten, den Füßen und Analanhängen vorkommenden chordot. Organe immer mit einem (dem proximalen) Ende an einen indifferenten Punkt der Körperoberfläche, mit dem anderen (distalen) Ende jedoch in der nächsten Umgebung der Insertion eines oder mehrerer Muskeln angesetzt sind. Sie können nicht als gespannte, auf einen bestimmten Ton gestimmte Saiten funktionieren, da sie verschieden stark gespannt sind, je nach der jedesmaligen Lage des Körperteils; an der durchsichtigen *Corethra*-Larve kann man direkt sehen und messen, daß sie bald verlängert, bald wieder verkürzt werden. Sie sind mit ihren beiden Enden am Chitingerüst befestigt, und ihr Nerv dringt von der Seite in sie ein. Es gibt (gegen Graber) keine Chordotonalorgane, welche statt der proximalen Befestigung nur ihren Nerv hätten. Sie „haben einige Ähnlichkeit mit denjenigen Muskeln, welche besonders in den Gliedmaßen der Arthropoden vorkommen und welche an ihrem distalen Ende in eine lange Sehne auslaufen; einige Tatsachen scheinen dafür zu sprechen, daß es direkte Übergänge zwischen solchen Muskeln (und ihren Sehnen) und den Chordotonalorganen gibt". Radl weist ferner darauf hin, daß sich diese Organe auch bei solchen Insekten vorfinden, für welche das Hörvermögen ohne Bedeutung sein müsse; unter den Raupen, bei welchen sie gut entwickelt sind, kommen sie beispielsweise auch den Tortricidenraupen zu, welche in Früchten eingeschlossen leben, sowie gewissen, in anderen Insekten parasitären Larven.

Die scolopoferen (stiftchenführenden) Organe sah zuerst Leydig (1864) bei der *Corethra*-Larve im 4. bis 10. Segmente jederseits in Gestalt eines blassen Fadens, der sich (Weismann 1866) in schräger Richtung vom Vorderrande des Segmentes zu einer dem hinteren Rande nahe gelegenen Hautstelle straff wie eine Saite ausspannt. In ihn tritt von innen her, seinem vorderen Ende näher, von dem ersten Nervenstamme jedes Ganglions ein Zweig, der sich unter Verbreiterung zu einem mehrzelligen kleinen Ganglion an den Faden ansetzt (Fig. 108). Die sehr schlanken Scolopophoren liegen meist sehr nahe beieinander zu einem einzigen kabelartigen Bündel vereinigt (*Corethra*, *Ptychoptera*, *Nematus*, *Tortrix*, *Syrphus*, *Chironomus*), Fig. 109. Den höchsten Grad der Konzentration haben die Scolopophoren an den abdominalen Organen von *Dytiscus*, indem die vier Endschläuche nur eine gemeinsame dünne Endfaser besitzen (Fig. 110). Bei *Chironomus* und *Syrphus* kommen gegliederte Systeme vor, indem aus einem gemeinsamen Ganglion ein konzentriertes, triscolopisches System und ein von diesem vollkommen isoliertes, uniscolopisches Organ entspringt (Graber 1882). Den Abschnitt des Chordotonalorgans, welcher den scolopoferen Strang jenseits seiner Innervation mit dem Integument verbindet, nennt Graber das Chordotonalligament. Derselbe Autor unterscheidet topographisch die dem Rumpf eigenen Chordotonalorgane als truncale von den membralen, in den Extremitäten gelegenen. Lee (1884) konstatierte bei den Dipterenlarven eine dizygische Anordnung der truncalen Organe derart, daß in der Regel ein polyscolopisches System mit einem monoscolopischen in jedem Segmente (mit Ausnahme des ersten und letzten) vorkommt. Abweichend verhalten sich z. B. die *Culex*-Larven, deren vorletztes Seg-

ment im truncalen Teile keine, in dessen Anhang (dem Atemrohr) dagegen drei Paare dieser Organe besitzt. Sie sind immer paarig-symmetrisch gelagert.

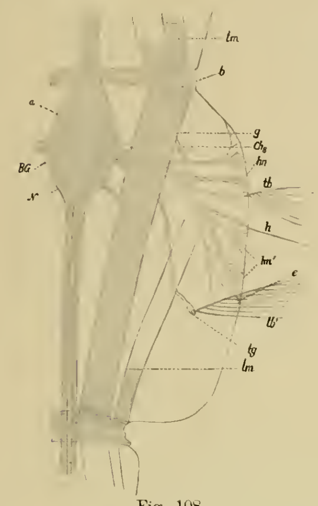


Fig. 108.

Rechte Hälfte des 8. Rumpfsegmentes einer älteren Larve von *Corethra plumicornis* Fabr. (Graber 1882.) Die mit dem Chordotonalorgan nicht zusammenhängenden Gewebe größtenteils fortgelassen. Vergr.

BG Ganglion des Bauchmarks. *N* Nervenstamm. *a* zum Chordotonalorgan (*Chg*) gehender Nervenstamm. *g* Chordotonalganglion. *b* Chordotonalligament. *e* Insertionspunkt der Endfaser. *hn* Hautnervenendigungen. *tb* Tastborsten. *lm* Längsseitenmuskel.

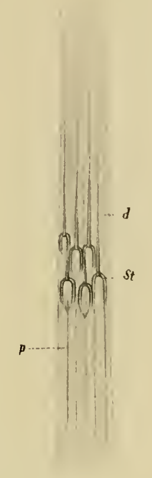


Fig. 109.

Abschnitt eines hexascolopischen Chordotonalorgans einer *Syrphus*-Larve; vergr. (Graber 1882.)

St Stift, *d* dessen distale, *p* dessen proximale Chorda.

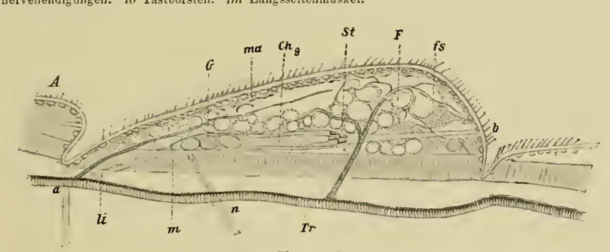


Fig. 110.

Rechte Hälfte des vorletzten Abdominalsegmentes einer jungen Dytisciden- (?) Larve; vergr. (Graber 1882.)

Tr Tracheenlängsstamm. *m* Längsmuskeln. *F* Fettkörper. *ma* Epiderm. *Chg* tetrascolopisches Chordotonalorgan. *St* Stifte. *fs* Endfaser, *b* deren Endpunkt. *G* Ganglion. *li* Chordotonalligament, *a* dessen Insertionspunkt (?). *n* Chordotonalnerv (?).

Die chordotonalen Nervenendkörperchen wurden nach Graber's Vorgang als stiftförmige Gebilde aufgefaßt, die nach ihrer proximalen

Seite hin zugespitzt seien, während ihr anderes Ende in der Regel (einem Nagelkopf vergleichbar) verdickt erscheine. Die Spitze gehe in eine zentripetal verlaufende „Chorda", einen der Ganglienzelle entspringenden Achsenfaden über; die Lichtung des Stiftkörpers enthalte eine Achsenfaser, welche von der Spitze bis zur Basis des kegelförmigen Körperlumens gehe und eine Fortsetzung der Chorda sei; das Stiftkörperchen wurde als Anschwellung der Chorda aufgefaßt. Demgegenüber kommt Lee (1884) zu folgender Deutung: Der Stiftkörper besitzt überhaupt keine Spitze, die Chorda ist keine einfache Fortsetzung einer Ganglienzelle, die Achsenfaser stammt nicht von der Chorda und das ganze Stiftkörperchen ist nicht als terminale Anschwellung eines nervösen Filamentes anzusehen, sondern als dessen kapselartiger Umhüllungsapparat. Lee gibt folgende Beschreibung: An dem Punkte, welchen die geometrische Spitze des Konus des Stiftkörpers einnehmen würde, biegen sich die Wandungen des Körpers mehr oder weniger ein, als wollten sie zu einer Spitze zusammenfließen; bevor dies jedoch wirklich geschehen ist, „werden sie plötzlich sehr dünn, verlieren an Lichtbrechungsvermögen, nehmen entweder eine parallele Richtung an (Fig. 111) oder weichen auseinander, um als dünner, die Achsenfaser einhüllender Schlauch (Apikalschlauch) ihren Weg nach dem Ganglion fortzusetzen". — Bis zum Ganglion konnte der Apikalschlauch nicht verfolgt werden. — Die Chorda Graber's besteht also aus dem Apikalschlauch und der Achsenfaser; diese konnte gleichfalls nicht bis zum Ganglion verfolgt werden. Die distale Endigung wurde bei der Larve von *Simulium* deutlich erkannt; sie setzt sich am „Fundus des Stiftlumens hart unter dem Kopf mittels einer Terminalknospe" an (Fig. 111). Die Knospe scheint hohl zu sein, ist entweder einfach halbkuglig oder etwas länglich und in der Mitte eingeschnürt (Fig. 111). „In letzterem Falle ist der distale größere Teil halbkuglig hohl, der proximale aber kuglig solid. Die Höhlung der Knospe scheint in die Lichtung des Kopfkanals überzugehen." Der Stiftkopf ist zweigliedrig; sein Proximalglied ist ein abgestutzter Kegel und an der Basis des Stiftkörpers pfropfenartig inseriert. Seine nach innen gewendete Basis ragt meistens tuberkelartig in das Stiftkörperlumen hinein. Das Distalglied ist konisch, nicht abgestutzt (außer bei den monoscolopischen Organen, bei welchen häufig beide Glieder nur noch knoten- oder ringförmige Verdickungen des Kopfteiles sind). — Das distale Befestigungsband der Chordotonalorgane ist ein sehr dünnwandiger Schlauch mit äußerst feiner Längsstreifung. Bei *Simulium* ist der Schlauch doppelt. Er enthält entweder nur klare Flüssigkeit oder außerdem eine stärker lichtbrechende Substanz in wechselnder Menge, die sich meist gegen den Stiftkopf zu ansammelt. Alle „scolopoferen Röhren" sind in eine gemeinsame, genetisch dem

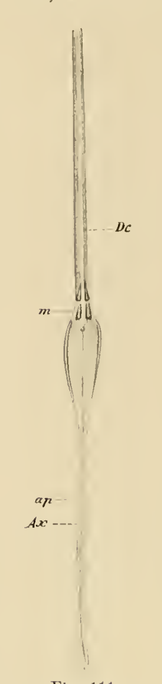


Fig. 111.
Stiftchen eines polyscolopischen Organs von einer *Simulium*-Larve. Vergr. 2000:1. (Lee 1884.)
ap Apicalschlauch. *Dc* Distalchorda. *Ax* Achsenfaden. *m* Membran.

Nerven zugehörige Neurilemmahülle eingeschlossen; das ganze bildet distalwärts die Endfaser (Lee).

Im ganzen kommt Lee zu folgender Auffassung der fraglichen Organe: „An einem typischen scolopalen Element, wie z. B. dem von *Simulium* (Fig. 111), ist das ganze wesentlich ein aus der Ganglienzellenkapsel (wahrscheinlich!) hervorgehender, eine Achsenfaser einhüllender Schlauch (Apikalschlauch), der zum Stiftkörper anschwillt, zum Stift-

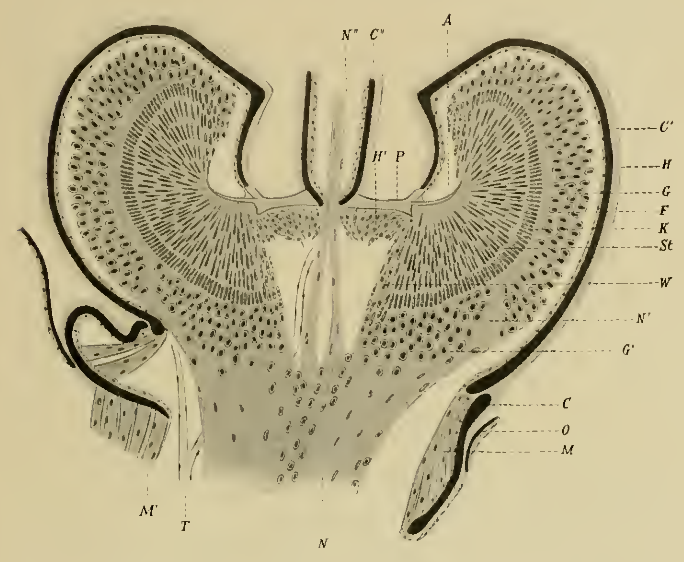


Fig. 112.

Erstes und zweites Antennenglied des erwachsenen Männchens von *Mochlonyx culiciformis* Deg. im Längsschnitt. Vergr. 400 : 1. (Child 1894.)

N Hauptantennennerv. *M* Antennenmuskeln des ersten Gliedes. *O* vordere Kopfhaut. *C* Chitinhülle des ersten Gliedes. *G′* hinterer Teil der Ganglienzellenschicht. *N′* die Ganglienzellenschicht durchsetzender Nervenstrang. *W* Übergangsstadien zwischen Stäbchen und Epidermzellen. *St* Stäbchenschicht. *K* Basalkerne der Stäbchen. *F* Faserschicht. *G* Ganglienzellenschicht. *H* einschichtiges Epiderm. *C′* Chitinhülle des zweiten Antennengliedes. *A* Chitinfortsatz der Platte. *P* Platte. *H′* Epidermmasse hinter (basalwärts von) der Platte. *C″* Chitinhülle des dritten Antennengliedes. *N″* Nervenstränge des Antennenschaftes. *M′* Kopfmuskeln. *T* Trachee.

kopf sich verdickt und wieder verdünnt als Distalchorda an dem Integument endigt. Der Kopf scheint eine ringförmige Verdickung zur Anheftung der Nerventerminalknospe zu sein. Daß manchmal der Kopf frei in der Distalchorda zu liegen scheint, kann daher kommen, daß er sich nach seiner Ablagerung von der Hülle abgespalten hat. Fließen seine Wandungen zusammen, so kommt es zur Obliterierung des Achsenkanals. Eine weitere Fortsetzung desselben Prozesses wird aus dem ganzen Endschlauch einen soliden Strang machen, den von Graber beschriebenen, in die Länge ausgezogenen Kopf von der *Corethra*-Larve."

C. Das Johnstonsche Organ.

Zahlreiche ältere Autoren haben ihre Meinung dahin ausgesprochen, daß die Insektenantenne der Sitz des Hörvermögens sei. Als spezifische schallperzipierende Sinnesapparate faßten sie die antennalen Sinnesorgane auf, die wir ihrer Form, Lage und wahrscheinlichen Funktion nach schon kennen gelernt haben. Wenn auch jetzt die Antennen vorwiegend als Geruchsorgane angesehen werden, so enthalten sie doch ein merkwürdiges Organ, das Johnstonsche, welches als Hörapparat gedeutet wird und sich bei vielen Insektenordnungen (mit Ausnahme der Orthopteren) im zweiten basalen Antennengliede vorfindet. Es besitzt bei den verschiedenen Culiciden wesentlich den gleichen Bau (Fig. 112), der sich im männlichen Geschlechte komplizierter gestaltet als bei dem Weibchen.

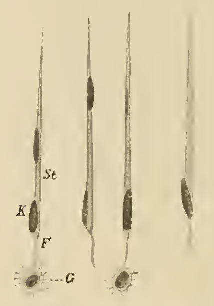


Fig. 113.
Stäbchen aus dem Johnstonschen Organ von *Mochlonyx culiciformis* Deg. ♂, stark vergr. (Child 1894.)
G Ganglienzelle des Stäbchens. F Faser. K Basalkern. St Stäbchenkörper.

Der Schaft der Antenne sitzt in der Mitte einer mit radiären Verdickungen der Cuticula gestreiften Platte (*P*) auf, die den Boden der becherförmigen Einsenkung der distalen Fläche des Gliedes bildet und durch deren zentrale Öffnung Tracheen und Nerv in den Antennenschaft eintreten. Von der Peripherie der Platte, welche der Gelenkhaut entspricht, entspringen in ihrem ganzen Umkreise feine, allmählich nach vorn gebogene Chitinfortsätze (*A*), deren Wurzel tief in die Platte eindringt. Von der Chitinhülle des Gliedes durch einen engen Spaltraum getrennt, liegt im Lumen zunächst nach innen eine mächtige Ganglienzellenschicht (*G*), auf welche nach innen eine Faserschicht (*F*) folgt, deren Fasern einander kreuzen; die einen verbinden die Ganglienzellen mit den Endorganen, die anderen gehören dem großen Antennennerv an und treten von vorn nach hinten verlaufend in die Ganglienzellen ein (*N*). Den innersten Raum nehmen die Endorgane ein (*St*), welche aus einer großen Anzahl kleiner dünner stäbchenartiger Gebilde bestehen: jedes Stäbchen hat die Form eines sehr schlanken, spitzen Kegels, an dem sich seitlich gewöhnlich zwei ovale lange chromatinreiche Kerne befinden (Fig. 113) und dessen Basis in einen die Faserschicht durchsetzenden, den Ganglienzellen zustrebenden, nervösen Fortsatz ausläuft, während seine Spitze den Chitinfortsätzen (*A*) der Platte (*P*) ansitzt. Diese Endorgane sind radiär angeordnete und zu Gruppen vereinigte, umgebildete Epidermzellen. — Bei den weiblichen Tieren ist mit dem einfacheren Bau der Antenne auch das Sinnesorgan viel kleiner und weniger kompliziert als bei dem Männchen (Child 1894).

Der Raum gestattet es nicht, auf die Abweichungen näher einzugehen, welche der Bau dieses Organs bei anderen Insekten zeigt. Child (1894) untersuchte es bei den Rhynchota, Neuroptera (*Sialis*), Panorpata, Trichoptera, Coleoptera, Lepidoptera, Hymenoptera und Diptera, welche es sämtlich in mehr oder minder modifizierter Form besitzen.

Funktion. Johnston (1855), der die Natur des fraglichen Organs als Sinnesorgan zuerst erkannte, deutete es als Gehörorgan, eine Hypo-

these, die Mayer (1874) durch Experimente am lebenden *Culex*-Männchen bestätigte. Es zeigte sich, daß gewisse Haare der Antennen in starke schwingende Bewegung geraten, wenn man in der Nähe des Tieres eine Stimmgabel mit demselben Tone, welchen das Weibchen erzeugt, erklingen läßt, und daß andere Haare durch andere Töne in Schwingungen versetzt werden. Mayer glaubt, daß das ♂ die Richtung erkennen könne, aus welcher die Schallwellen kommen, und so in der Dunkelheit das ♀ aufzufinden vermöge. Hurst (1890) schließt sich der Meinung dieser beiden Autoren an. Child (1894) ist überzeugt, daß es sich in diesem Organ bei den Culiciden und Chironomiden um ein Gehörorgan handle, bezweifelt aber, daß es dem Tiere die Fähigkeit verleihe, Tonhöhe, Intensität und Richtung der Schallquelle zu erkennen. Der ganze Antennenschaft mit seinen langen Haaren erscheine bei dem ♂ als ein gegen Luftschwingungen sehr empfindlicher Apparat; seine Verbindung mit der Platte („Tympanum") des zweiten Gliedes lasse die Übertragung der Schwingungen auf diese denkbar erscheinen, deren Chitinfortsätze natürlich mitschwingen und auf die ihnen ansitzenden Stäbchen wirken. Das so vermittelte „Hören" kann jedoch von unseren Gehörswahrnehmungen durchaus verschieden sein und ist es wahrscheinlich auch (modifizierte Tastempfindung). Das Benehmen der zu Schwärmen vereinigten Mücken zeigt, daß sie auf Geräusche leicht und stark reagieren. Die mächtige Entwicklung des männlichen Gehörorgans und die Stimmgabelversuche lassen es auch Child annehmbar erscheinen, daß es bei dem Auffinden des anderen Geschlechtes eine Rolle spiele. Ursprünglich sei jedoch das Johnstonsche Organ ein Tastapparat und habe diese Funktion bei den meisten Insekten noch jetzt.

3. Lichtsinnesorgane.

Die lichtperzipierenden Organe der Insekten sind in außerordentlich mannigfaltiger Weise entwickelt und fehlen nur da, wo es sich um Tiere handelt, die der Einwirkung des Lichtes entzogen leben oder der Sehorgane zu ihrer Orientierung nicht bedürfen. Man hat zwei verschiedene Typen von Augen zu unterscheiden: die zusammengesetzten oder Komplexaugen und die einfachen oder Punktaugen; namentlich die letzteren sind durch mannigfache Ausbildung ihrer dioptrischen und perzipierenden Apparate ausgezeichnet und erscheinen unter sich viel verschiedener gebaut als die Komplexaugen. Beide Augenformen als ganz heterogene Typen anzusehen, ist man heute weniger geneigt als früher, weil gewisse Übergänge darauf hindeuten, daß die zusammengesetzten aus einfachen seitlichen Augen phylogenetisch hervorgegangen sind, und beide als Zweige aus gleicher Wurzel erscheinen. Trotzdem bleibt es natürlich möglich und ist in gewissen Fällen sehr wahrscheinlich, daß die den Larven holometaboler Insekten ausschließlich eigenen Augenformen z. T. auch als larvale Neuerwerbungen aufgefaßt werden müssen. — Wir betrachten hier zunächst die Ocellen oder einfachen Augen.

A. Ocellen.

Man faßt als Ocellen (Stemmata, Punktaugen, Stirnaugen) eine Reihe nicht unerheblich voneinander abweichender Sehorgane zusammen, welche in einem gewissen Gegensatze zu den Komplexaugen stehen und

einfacher gebaut sind als diese. Kristallkegel kommen in ihnen niemals zur Entwicklung und Pigmentzellen nur ausnahmsweise (Cicaden, Cicadelliden). In ihrem Bau stärker voneinander abweichend als die Komplexaugen, stehen sie hinter diesen wohl durchweg in ihren Leistungen erheblich zurück. Als ihre wesentlichen Bestandteile treten der dioptrische Apparat und der rezipierende Abschnitt sowie Einrichtungen auf, welche im Dienste der optischen Isolierung des Auges stehen. Die über dem Auge gelegene Partie der Chitincuticula wird durchsichtig und zur Cornea, welche bei weiterer Differenzierung zu einer plankonvexen oder bikonvexen Cornealinse weitergebildet werden kann. In der Umgebung der Cornea pflegt die Cuticula pigmentiert zu sein, daher bleibt nur eine runde oder ovale, lichtdurchlässige Fläche übrig. Physiologisch dürfte die Linse als lichtsammelnder, aber wohl nur selten bilderzeugender Apparat von verhältnismäßig geringem Werte sein; denn die von der Linse entworfenen Bilder würden oft mehr oder minder weit hinter den rezipierenden Abschnitt fallen.

Die Cornea wird durch die sogenannten Corneagen-(Lentigen-) Zellen erzeugt, welche in manchen Fällen in den dioptrischen Apparat mit einbezogen werden (Ephemeriden) und ihrer Natur nach spezialisierte Epidermzellen sind. Die übrigen Epidermzellen in der Peripherie des Ocellus führen häufig zum Zweck der optischen Isolierung Pigment (Irispigment). Der lichtperzipierende Teil des Auges besteht überall aus Retina- (oder Seh-) Zellen, welche mit typischen Rhabdomen ausgestattet sind (Redikorzew, Hesse, Link u. a.). Zur Bildung eines Rhabdoms treten 2—4, selten 5—8 (*Psophus stridulus* L.) Sehzellen zu einer Gruppe zusammen; jeder Zelle gehört ein Teil des Rhabdoms (das sog. Rhabdomer) an, welcher durch die Verschmelzung von Stiftchensäumen entsteht (Hesse). Die Sehzellen sind primäre Sinnesnervenzellen, deren jede sich basal in einen nervösen Fortsatz auszieht, dessen Fibrillen mit den Stiftchensäumen in Verbindung treten, die ihre modifizierten Enden repräsentieren. Nach innen kann das Auge durch einen Pigmentbecher und ein Tapetum optisch isoliert werden, oder die Sehzellen enthalten selbst Pigment, und dann wird die optische Isolierung am vollständigsten (Link, Hesse).

Die Ocellen können entweder während der ganzen Lebensdauer ausschließlich vorhanden sein (Pediculiden) oder nur im Larvenzustande auftreten (Coleopteren, Lepidopteren) oder sie gehören nur den Imaginalformen an (Diptera, Siphonaptera, Hymenoptera exklus. Tenthredinidae). Es kann jedoch auch die Larve und die Imago desselben Individuums Ocellen besitzen (Microlepidoptera pr. p., Neuroptera, Tenthredinidae). Nach der Lage der Ocellen kann man zwei Gruppen unterscheiden: Scheitelocellen und Seitenocellen. Letztere finden sich bei solchen Larven und Imagines, denen fazettierte Augen fehlen (Aphaniptera, Pediculidae, Larven holometaboler Insekten); Redikorzew (1900). Die Scheitelocellen sind gewöhnlich in der Dreizahl, seltener (Blattiden, *Gryllotalpa*, Hemiptera, Homoptera pr. p. und Lepidoptera) in der Zweizahl vorhanden. Die Zweizahl entsteht durch Reduktion und Fortfall des mittleren Ocellus (Link). Ausnahmen bilden nach Kolbe (1893) manche Cocciden mit vier, die Dermestiden und *Lerema* (Rhopalocera) mit nur einem Ocellus.

Link kommt zu der Überzeugung, daß die Stirnaugen eine funktionelle Bedeutung bei der schnellen Bewegung der Tiere haben (Flug, Sprung). Lichtstärker als die Komplexaugen würden die nach drei

Seiten hin gerichteten Ocellen während des Fluges oder Sprunges für das Erkennen von Hindernissen oder vielleicht noch mehr für den Anflug an feste Gegenstände geeigneter sein. Für die höheren Insekten kann auch das Sehen im Dämmerlicht oder eine andere Nebenfunktion der Ocellen von Wert sein. Häufig scheinen sie auch da entbehrlich zu werden, wo die Komplexaugen durch den Besitz eines Kristallkegels an Lichtstärke gewonnen haben (Tagfalter, Käfer pr. p.), und andererseits spielen sie allein eine Rolle, wo ein scharfes Erkennen von Gegenständen nicht nötig ist und deshalb die Fazettenaugen fehlen (Parasiten, z. B. Flöhe). Übrigens betont Link selbst, daß hiermit unsere Erkenntnis der Ocellenfunktion keineswegs als abgeschlossen gelten kann.

Bau der Ocellen bei verschiedenen Ordnungen. Apterygogenea. Poduriden: Die eigenartig gebauten Stirnaugen von *Orchesella rufescens* Tulb. beschreibt Hesse (1901): Auf der Stirn, genau zwischen dem Ursprung der Antennen, liegt ein kleiner, unregelmäßig begrenzter Pigmentfleck, der auch bei anderen Poduriden vorkommt (*Sminthurus aquaticus* Bourlet, *Podura aquatica* L., *Orchesella cincta* L.) und aus einer Anzahl Epidermzellen besteht (Fig. 114), die sich viel weiter in das unterliegende Bindegewebe erstrecken als die übrigen Epidermzellen und ganz mit schwarzem Pigment erfüllt sind. Rostralwärts von diesen Pigmentzellen liegt eine Anzahl großer Zellen, von welchen zwei so orientiert sind, daß sie dorsal vom Pigment ganz bedeckt werden und daß auch kaudalwärts ein Pigmentvorhang über sie herabzieht; ebenso sind sie seitlich vom Pigment umgeben. Zwei andere Zellen liegen weiter rostralwärts, von denen nur eine noch teilweise durch das Pigment bedeckt ist. Jede dieser Zellen besitzt einen basalen Nervenfortsatz und einen dunkler gefärbten Saum, der bei den beiden kaudalen Zellen an der Berührungsfläche der Zellen deren ganze Breite einnimmt, bei den rostralen aber auf der dorsal- und rostralwärts gekehrten Zelloberfläche liegt. Dieser Saum ist nicht homogen, sondern leicht quergestreift, und an seinen Innenrand schließt sich eine helle, von zahlreichen feinsten Fibrillen durchsetzte Schaltzone an. — Die beiden kaudalen Zellen erinnern sehr an die Sehzellen der Stirnaugen von Wespen und Bienen, welche zu zweien gepaart stehen und an ihrer Berührungsfläche je einen Stiftchensaum tragen. „Wir haben eine typische Rhabdombildung vor uns, ein Rhabdom, das aus zwei Rhabdomeren zusammengesetzt ist."

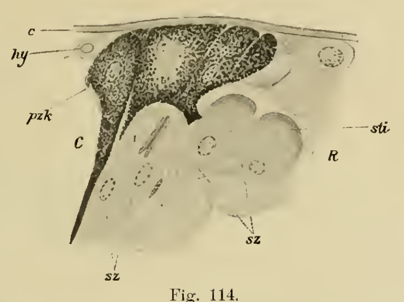


Fig. 114.
Medianschnitt durch das Stirnauge von *Orchesella rufescens* Tulb. var. *pallida*. Vergr. 750 : 1. (Hesse 1901.)
c Cuticula. *hy* Epiderm. *pzk* Kern einer Pigmentzelle. *sz* Sehzellen. *C* caudal. R rostral. *sti* Stiftchensaum.

Über die Funktion dieses Auges sagt Hesse: „Zu den einfallenden Lichtstrahlen zeigen die einzelnen Sehzellen ein recht verschiedenes Verhalten. Die rostralste der Zellen ist dem Licht von fast allen Seiten

zugänglich; nur ein kleiner Teil der von der Kaudalseite einfallenden Strahlen wird vom Pigmentfleck abgeblendet werden. Weniger exponiert ist schon die zweite der Zellen. Die beiden kaudalen gepaarten Zellen dagegen liegen so von Pigment umgeben, daß nur Lichtstrahlen zu ihnen gelangen können, die von vorn und etwas von unten kommen: nach oben, seitlich und hinten sind diese Zellen oder ist wenigstens ihr Rhabdom gegen Licht geschützt. Wir haben also in diesem Stirnauge ein vollkommenes Richtungsauge, durch welches ein verschieden starker Reiz aufgenommen wird je nach der Richtung, aus der die Lichtstrahlen kommen, indem entweder nur eine oder zwei oder alle vier Sehzellen von denselben getroffen werden. Eine Bildwahrnehmung vermittels dieses Auges ist als ausgeschlossen zu betrachten."

Thysanura. Bei *Machilis* fand Oudemans (1887) zwei asymmetrisch biskuitförmige Augen, deren je eines unter jedem Komplexauge steht, und ein drittes ovales, an der unteren Spitze des Vorderkopfes median gelegenes Auge (Fig. 115). Nach Hesse's Angaben ist die Cuticula

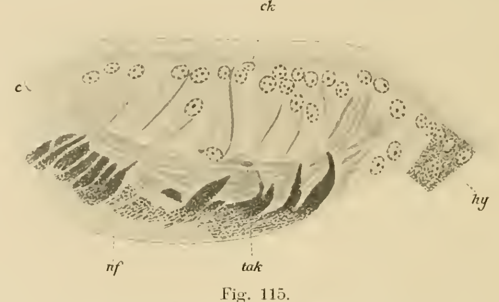


Fig. 115.
Äußere Ecke eines paarigen Stirnauges von *Machilis*, senkrecht zur Cuticula geschnitten. Vergr. 500 : 1. (Hesse 1901.)
c Cuticula. *nf* Nervenfaser. *tak* Kern einer Tapetumzelle. *hy* Epiderm. *ck* Kern einer corneagenen Zelle.

über den paarigen Augen nur wenig, bei dem unpaaren um das Doppelte ihrer gewöhnlichen Stärke verdickt. Die Corneagenzellenlage ist vorhanden. Die großen schlanken Sehzellen, deren Kern meist in der Nähe der Cuticula liegt, stehen zu vieren zusammen und berühren einander mit ihren Wänden. Ihre Grenzen gegeneinander treten als breite, dunkel färbbare Streifen hervor. In jeder Zelle verlaufen in großer Anzahl feinste Fibrillen senkrecht zu dem dunklen Saum, an den sie sich ansetzen, um von ihm aus proximalwärts umzubiegen. Die Zusammensetzung der Säume aus Stiftchen konnte zwar nicht beobachtet werden, ist aber anzunehmen. Durch die Verschmelzung der Säume entstehen vierteilige Rhabdome mit x-förmigem Querschnitt. Die Lage des Tapetums, eines Zuges dichtliegender faseriger Elemente, die einen bei durchfallendem Lichte graugrünlichen, körnigen Farbstoff enthalten, der bei auffallendem Lichte hell leuchtet, zeigt Fig. 115. Die Sehzellen verschmälern sich bei ihrem Durchtritt durch das Tapetum, verbreitern sich jedoch basal wieder und sind hier mit Pigment gefüllt, welches distal vom Tapetum völlig fehlt. An der Basalmembran, die das epitheliale Auge von den übrigen Geweben trennt, laufen die Sehzellen in

Nervenfasern aus. — Der Mangel einer Cornealinse und das Fehlen einer optischen Isolierung der Sehzellengruppen durch Pigment machen es höchst unwahrscheinlich, daß dieses Auge zur Bildperzeption geeignet sei (Hesse).

Orthoptera. Während den Forficuliden Stirnaugen fehlen, sind die Orthopteren fast allgemein mit solchen ausgestattet; sie treten zumeist in der Dreizahl auf. Ihre Entwicklung wurde von v. Reitzenstein (1904-05) bei *Periplaneta* studiert, und dieser Autor kam zu dem sehr auffallenden Ergebnis, daß die Schichten des Ocellus durch eine Invagination des Epiderms entstanden seien. Von seiner und Haller's (1906-07) Darstellung weicht Link (1908-09) in wesentlichen Punkten ab und konstatiert vor allem, daß die Mehrschichtigkeit des Punktauges nicht auf einem Invaginations-, sondern einem Delaminationsprozeß beruhe.

Die Stirnaugen der Orthopteren bilden mit Rücksicht auf die Höhe ihrer Ausbildungsstufe eine aufsteigende Reihe: die der Blattiden und Locustiden stehen am tiefsten, die der Acridiiden am höchsten. Der lichtsammelnde Apparat ist bei den ersteren nur in Anfängen vorhanden, und vielfach wird die Cuticula über dem Auge nicht verdickt; wo eine schwache Verdickung eintritt, dient sie noch nicht zur Herstellung eines Bildes, sondern macht das Auge nur lichtstärker. Bei den Grillen hat der mittlere Ocellus schon eine wirkliche Linse; bei *Gryllotalpa* zeigen sich jedoch abweichende Verhältnisse in Anpassung an das unterirdische und nächtliche Leben der Tiere, und bei den unterirdisch lebenden Arten der Gattung *Myrmecophila* fehlen die Ocellen ganz (Schimmer 1909). Die Ocellen der Mantiden stehen unter den nach dem gewöhnlichen Typus gebauten Orthopterenocellen insofern am höchsten, als sie wenigstens im männlichen Geschlechte eine wohlentwickelte Linse besitzen und die Corneagenzellen verlängert sind, wohl um die Sehzellen in die richtige Entfernung von der Linse zu bringen. Die lichtempfindlichen Elemente sind nahezu in der Richtung der einfallenden Strahlen angeordnet; demnach erscheint auch hier noch die Fähigkeit einer Bildwahrnehmung fraglich. — Die am höchsten entwickelten Augen der Acridiiden weichen ziemlich erheblich von dem Orthopterentypus der Ocellen ab. Cornea und Corneagenzellen zusammen bilden den dioptrischen Apparat und stellen eine plankonvexe Linse her, deren Konvexität außen liegt. Es handelt sich hier um Richtungsaugen, welche jedoch zu einer undeutlichen Bildwahrnehmung schon geeignet erscheinen.

Nach innen werden die Orthopterenocellen fast nur durch das Tapetum (Blattiden, Locustiden) oder teilweise unter Mitwirkung von Pigment (Mantiden, Acridiiden) abgeschlossen. Das, wie es scheint, stets entwickelte Tapetum besteht aus einzelnen Zellen, in welche eine Substanz von besonderem optischen Verhalten eingelagert ist, deren Reflexwirkung hier nach Link mit dem Pigment zur Isolierung dienen dürfte.

Der Raum gestattet uns nur, an einem Beispiel den Bau des Orthopterenauges eingehender zu betrachten, und wir wählen das in neuerer Zeit mehrfach umstrittene Sehorgan von *Periplaneta* (*Stylopyga*), welches Link (1908-09) folgendermaßen beschreibt:

Die Stirnaugen von *Periplaneta orientalis* L. liegen wenig dorsal und medianwärts von der Antenneninsertion und erscheinen hier als weiße, schwach elliptische Flecke. Die Linse (Fig. 116) ist eine mäßig starke

Verdickung des Chitins, deren Umgebung dunkel pigmentiert ist. Sie wird von den ihr unmittelbar anliegenden Corneagenzellen abgeschieden (ez), die sich basalwärts vielfach in spitze Zipfel ausziehen, welche sich zwischen die Sehzellen einschieben. Seitlich gehen sie in die gewöhnlichen Epidermzellen über. Sehr merkwürdig verhalten sich die in 5—8 Schichten unregelmäßig übereinander liegenden Sehzellen, welche zu Gruppen von 2—4 vereinigt sind, und deren rezipierende Elemente die Gestalt typischer Rhabdome haben; diese sind auffallenderweise nicht dem einfallenden Lichte zugewendet, sondern liegen richtungslos durcheinander. Proximal von den Sehzellen liegt das Tapetum, dessen Zellen größer als die Sehzellen erscheinen und eine faserige plasmatische Grundlage haben. Bei dem vollständigen Pigmentmangel übernimmt hier das Tapetum allein den Abschluß des Auges nach

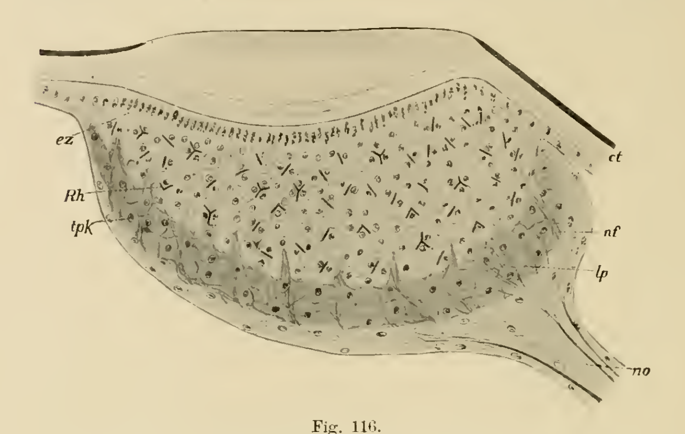


Fig. 116.
Frontalschnitt durch einen Lateralocellus von *Periplaneta orientalis* L. Vergr. 135:1. (Link 1908.)
ez Corneagenzelle. *Rh* Rhabdom. *tpk* Kern einer Tapetumzelle. *no* Sehnerv. *lp* Tapetum. *nf* Nervenfaser. *ct* Cuticula.

innen. Der dünne Sehnerv umfaßt den Ocellus von unten her mit breiter Basis und tritt an dessen innerer Seite aus. — Diese Darstellung, die mir den Tatsachen am besten zu entsprechen scheint, steht in teilweisem Widerspruch zu den wenig älteren Angaben v. Reitzenstein's und Haller's.

Odonata. Die Odonaten besitzen durchweg drei Stirnaugen, welche bei den Agrioniden in einem Dreieck, bei den Aeschniden fast in einer geraden Linie stehen. Bei *Anax* ist das mittlere Auge sehr auffallend vergrößert. Die Ocellen der Odonaten stimmen, von einigen Abweichungen abgesehen, in den Hauptpunkten miteinander überein. Die Cornealinse der seitlichen Augen ist asymmetrisch; nur ihre Innenfläche wird von der Retina begrenzt, die Seitenflächen des einspringenden Linsenzapfens liegen dagegen hochzelligem, pigmentiertem Epiderm auf. Die ganz pigmentfreie Retina ist rings von einer epithelartigen Zellenmasse umgeben, welche als Fortsetzung des Epiderms erscheint

und vollkommen pigmentiert ist; sie setzt sich in der Umgebung des Sehnerven noch eine Strecke weit fort. — Die Sehzellen sind auf zwei Niveaus verteilt und erscheinen einmal als distale Sehzellen, die der Linse anliegen, nur durch die Corneagenzellen von ihr gesondert, die Link als zarte Zellschicht nachgewiesen hat; sie erweisen sich durch ihre basalen Nervenfasern, den Besitz seitlicher Stiftchensäume und durch ihre Gruppierung als Sehzellen. Andererseits sind proximale Sehzellen vorhanden, die nicht an die Linse heranreichen und, von unwesentlichen Einzelheiten abgesehen, nach demselben Prinzip gebaut sind wie die distalen. Diese letzteren stehen in Gruppen von je drei

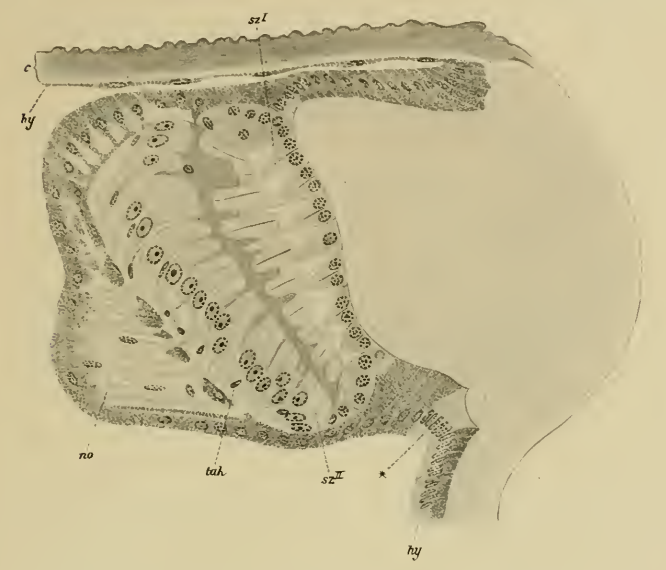


Fig. 117.
Medianschnitt durch ein seitliches Stirnauge von *Agrion*. Vergr. 530 : 1. (Hesse 1901.)

c Cuticula. *hy* Epiderm. *sz I*, *sz II* distale und proximale Sehzelle. *tak* Kern einer Tapetumzelle. *no* Sehnerv.

Zellen, die sich dicht aneinander legen und einen Kegel formieren, dessen Basis der inneren Linsenwand aufliegt, dessen Spitze, zu einer dünnen Faser ausgezogen, zum Augengrunde verläuft. Die Stiftchensäume bilden ein Rhabdom von y-förmigem Querschnitt, das sich nicht ganz bis an die Linse erstreckt und auch die Kegelspitze basalwärts nicht erreicht. — Die proximalen Sehzellen sind stärker in die Länge gezogen und lassen die basalen Nervenfortsätze der distalen Zellen zwischen sich hindurchtreten. Ihr Rhabdom zeigt den gleichen Bau wie das der distalen Zellen.

Ein Tapetum ist vorhanden und enthält (in durchfallendem Lichte) graugrünliche kleine Kristalle; es baut sich aus Zellen auf. Das mittlere

Stirnauge hat den gleichen Bau wie die seitlichen, ist jedoch symmetrisch, „Während bei anderen Insekten die Duplizität dieses Auges nur durch den doppelten Sehnerven angedeutet ist, zeigt sich bei *Agrion* eine Zweiteiligkeit auch dadurch, daß sich von der Rostralseite her ein Keil indifferenter Zellen ein Stück weit zwischen die Sehzellen einschiebt"; (Hesse) Fig. 117.

Hesse weist auf die physiologische Bedeutung dieses Augenbaus mit folgenden Worten hin: „Die distalen Sehzellen werden durch von fernen Objekten ausgehende Strahlen erregt, auf die proximalen Zellen vereinigen sich die Strahlen naher Objekte: wir haben hier gleichsam ein gleichzeitiges Fern- und Nahsehen im selben Auge, ein Sehen mit zwei übereinander liegenden Retinae. Ich kenne nirgends eine ähnliche Einrichtung. Es ist bezeichnend, daß sich so verhältnismäßig hoch ausgebildete Augen bei räuberischen und sehr beweglichen Tieren finden, wie die Libellen es sind."

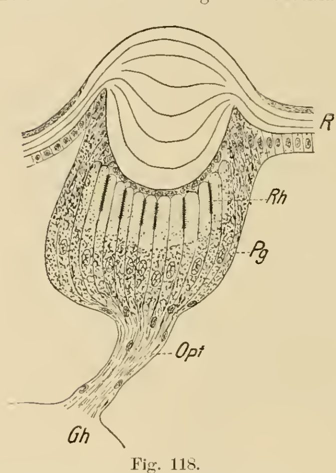


Fig. 118.
Sagittalschnitt durch den Medianocellus von *Perla abdominalis* Burm. Vergr. 180:1. (Link 1908.)
R rostral. *Rh* Rhabdom. *Pg* Pigment. *Opt* Sehnerv. *Gh* Gehirn.

Perliden. Auch bei den Perliden sind drei Stirnaugen vorhanden, die in ziemlich weiten Abständen von einander liegen. Bei *Perla abdominalis* Burm. ist die Linse des mittleren Ocellus mächtig entwickelt. Die corneagene Schicht besteht fast nur noch aus den zahlreichen Kernen der Zellen, die der Linse dicht anliegen, ist aber bei der Larve in der Regel noch ziemlich hoch (Redikorzew, Link). Die großen prismatischen Sehzellen stehen stets in Gruppen zu je zwei zusammen (Fig. 118) und bilden ein Rhabdom. Das Pigment liegt in den Randteilen der Sehzellen in deren proximalem (basalem) Querschnitt. Ein Tapetum fehlt. — Die seitlichen Ocellen sind asymmetrisch, sonst jedoch wesentlich ebenso gebaut.

Ephemeriden. Die interessanten Ocellen der Ephemeriden sind wiederholt Gegenstand der Untersuchung gewesen (Carrière, Hesse, v. Reitzenstein, Seiler, Link). Sie stimmen in ihrem Bau bei den einzelnen Arten weitgehend überein (Seiler 1905), nur löst sich die zellige Linse nicht überall völlig von dem Epiderm los, sondern ist oft nur die einfache Verlängerung der Epidermschicht.

Die Augen der *Heptagenia venosa* Etn. sind nach Link (1908-09) in der Dreizahl vorhanden und das mittlere ist etwas kleiner als die seitlichen, sonst aber von demselben Bau (Fig. 119). Die über dem Ocellus stark vorgewölbte Cornea ist nirgens linsenartig verdickt und geht ohne scharfe Abgrenzung in die Cuticula des Kopfes über, welche durch ihre dunkle Pigmentierung die seitlich einfallenden Lichtstrahlen abhält. Die Zellen der corneagenen Schicht sind stark verlängert, glasartig

durchsichtig und durch deutliche Grenzen geschieden. Seitlich werden sie niedriger und gehen in das Epiderm über. Sie bilden die plankonvexe Linse, an welche sich nach innen die Retina anschließt. Diese besteht aus zahlreichen Sehzellen, welche in ihrem distalen Teile eng aneinander gelagert sind und prismatische Form haben; etwa in ihrer Mitte verjüngen sie sich rasch und lassen regelmäßige Zwischenräume zwischen ihren basalen Hälften frei. Die sehr kurzen, wenig oberhalb des verschmälerten Abschnittes der Zelle gelegenen Rhabdome umgeben den

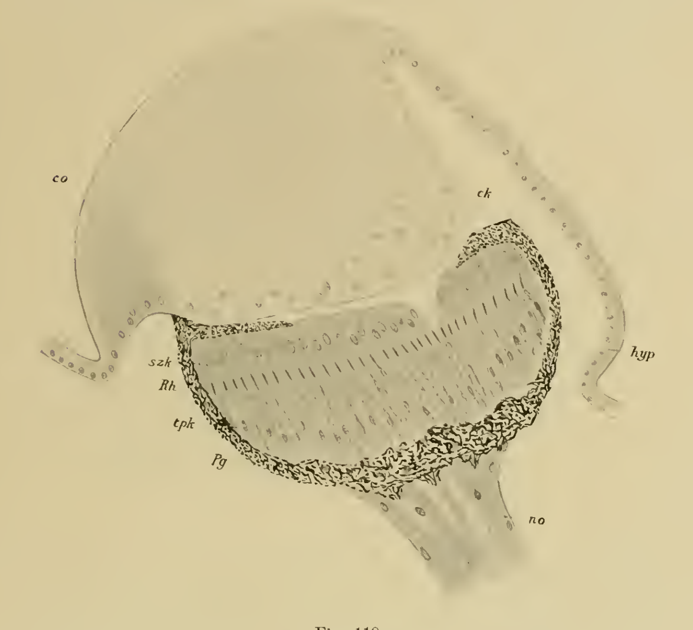


Fig. 119.
Frontalschnitt durch einen Lateralocellus von *Heptagenia venosa* Etn. Vergr. 180 : 1. (Link 1908.)

co Cornea. *szk* Kern einer Sehzelle. *Rh* Rhabdom. *tpk* Kern einer Tapetumzelle. *Pg* Pigment. *no* Sehnerv. *hyp* Epiderm. *ck* Kern einer Corneagenzelle.

Zellkörper ringförmig und stellen daher auf dem Querschnitt ein zusammenhängendes Netzwerk mit polygonalen Maschen her. — Die zwischen den verschmälerten Basen der Sehzellen gelegenen, langen, spindelförmigen Zellen bilden ein Tapetum; denn sie sind mit einer feinkörnigen, bei auffallendem Lichte glänzenden Substanz angefüllt. — In der Mitte der Retina entsteht durch Divergenz der distalen Sehzellenabschnitte ein Spalt. — Die optische Isolierung des Ocellus übernimmt der Pigmentbecher; er entsendet zwischen Linse und Retina von der Peripherie her Fortsätze, die den Spalt in der Retina nicht erreichen. An den Seiten ist er dicht, an der Basis hat er ein lockeres Gefüge und

läßt die Nervenfasern hindurchtreten; er besteht aus einer einschichtigen Zellenlage mit spärlichen Kernen (Link).

Rhynchota. Die Rhynchoten besitzen in ihrer Mehrzahl zwei Stirnaugen, einige nur verfügen über drei, andere über gar keine Stirnaugen.

a) Heteroptera. Die Wanzen sind mit zwei Ocellen ausgestattet, wenn solche überhaupt vorhanden sind. Sie fehlen bei *Pyrrhocoris*, den Nepiden und Notonectiden. — Man kann zwei Formen der Punktaugen unterscheiden: bei den Pentatomiden und Reduviiden liegen die die Linse bildenden Zellen nicht zusammen über der Retina, sondern stecken teilweise noch zwischen den Sehzellen; bei den Coreiden und Lygaeiden liegen dagegen die Corneagenzellen distal von den Sehzellen

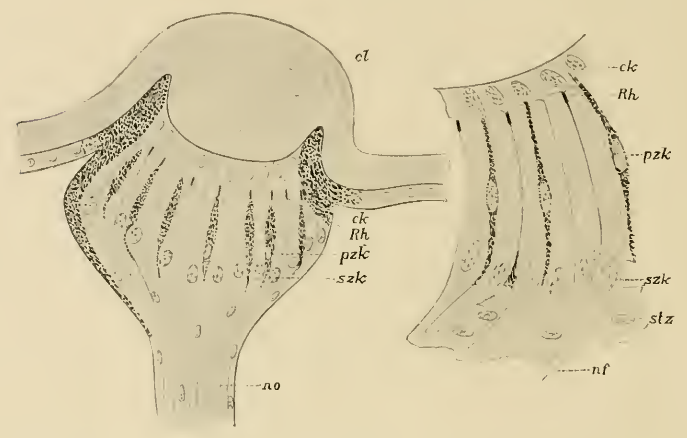


Fig. 120.

Rechts: Teil der Retina aus einem Frontalschnitt eines Lateralocellus von *Cicada concinna* L. Vergr. 420 : 1. — Links: Frontalschnitt durch einen Lateralocellus von *Aphrophora spumaria* L. Vergr. 335 : 1. (Link 1908.)

cl Cornealinse. *ck* Kern einer Corneagenzelle. *Rh* Rhabdom. *pzk* Kern einer Pigmentzelle. *szk* Kern einer Sehzelle. *stz* Stützzelle. *no* Sehnerv. *nf* Nervenfaser.

und treten, wenngleich nicht scharf abgegrenzt, als besondere Schicht gegenüber der Retina hervor. Eine große, bikonvexe, stark nach innen vorspringende Cornealinse ist vorhanden. Die Sehzellen sind groß, langgestreckt, von prismatischer Form; ihre kurzen Rhabdome liegen distal an der Berührungsfläche je zweier Zellen, welche in Gruppen zu je drei Zellen stehen.

b) Homoptera. Die Homopteren besitzen in der Regel zwei Ocellen, nur die Gattung *Cicada* hat deren drei. Ihre Retina unterscheidet sich von der der Wanzen durch das Vorhandensein von Pigmentzellen zwischen den Sehzellen (Fig. 120); sie stammen aus der corneagenen Schicht und sind in ihrer ganzen Ausdehnung mit Pigment gefüllt. Dies scheint bisher der einzige sicher bekannte Fall zu sein, daß in den Ocellen besondere Pigmentzellen vorkommen (Link).

c) Phytophthires. Die drei untereinander gleich gebauten Ocellen entbehren besonderer Pigmentzellen.

Mallophagen. Bei den Mallophagen sind nur Stemmata entwickelt, welche, hinter den Antennen am Rande der unteren Kopffläche gelegen, in einem (Philopteriden) oder in zwei Paaren (Liotheiden) vorkommen. Die beiden Augen jeder Seite liegen neben (*Menopon, Trinotum, Colpocephalum*) oder schräg über einander (*Tetrophthalmus, Laemobothrium*). Eine Linse ist überall vorhanden. Jedes Stemma wird für sich vom oberen Schlundganglion aus innerviert. In ihrem Bau zeigen sie Ähnlichkeit mit den Ocellen von *Phryganea* (Grosse 1885).

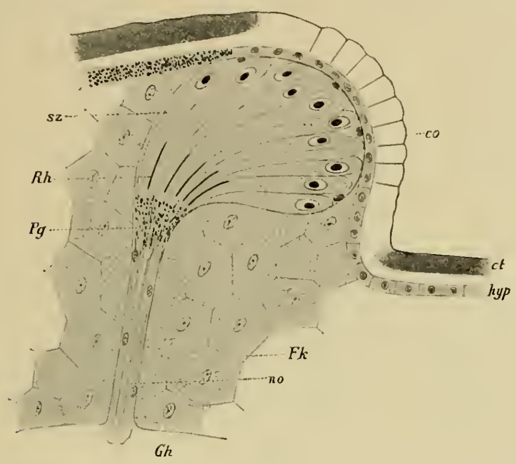


Fig. 121.
Frontalschnitt durch einen Lateralocellus von *Osmylus chrysops* L. Vergr. 335 : 1. (Link 1908.)
co Cornea. *ct* Cuticula. *hyp* Epiderm. *Fk* Fettkörperzellen. *no* Sehnerv. *Gh* Gehirn. *Pg* Pigment. *Rh* Rhabdom. *sz* Sehzelle.

Neuroptera. Die Imagines der Neuropteren besitzen drei (*Osmylus, Rhaphidia, Bittacus*) oder (*Myrmeleon, Ascalaphus, Chrysopa, Sialis, Inocellia, Boreus*) keine Ocellen. Die Cornea zeigt nur eine geringe oder gar keine Verdickung, ist aber stets nach außen mächtig vorgewölbt. Diese Krümmung ist deshalb von besonderer Bedeutung, weil die Lichtstrahlen, von der Luft in das Chitin (vom dünneren ins dichtere Medium) übergehend, stark gebrochen werden, wodurch die Lichtstärke des Ocellus eine beträchtliche Steigerung erfährt. Die Sehzellen divergieren nach außen; im Bereiche der Retina kommt nur spärliches Pigment vor. Bei *Osmylus* (Fig. 121) ist die Cornea deutlich fazettiert. Eine bestimmte Anordnung der Corneagen- oder Sehzellen in Beziehung zu den einzelnen Fazetten scheint nicht vorzuliegen (Link 1908-09).

Larven der Neuropteren. Die Ocellen des Ameisenlöwen (*Myrmeleon*) stehen jederseits am Kopfe auf zwei kleinen Höckern zu

je sieben vereint dicht beieinander. Sechs sind von der Dorsalseite, das siebente ist nur von der Ventralseite aus sichtbar. Die Linsen erscheinen bikonvex und geschichtet. Die Achsen der Augen sind verschieden gerichtet und divergieren nach außen, die Ocellen haben also verschiedene Sehfelder. Die Lage, Pigmentverteilung und verschiedene Form der Corneagenzellen gibt Fig. 122 wieder. Unter dem vom Pigment frei gelassenen „Sehloch" liegt ein Kristallkörper, welcher das Produkt von drei Zellen zu sein scheint. Die Retina besteht aus langgestreckten Sehzellen mit hohen distalen Stiftchensäumen.

In dem Auge der *Sialis*-Larve liegt unter der bikonvexen, ziemlich flachen Cornealinse ein aus acht Segmenten bestehender Kristallkörper. Die Retina setzt sich aus einem größeren mehr distalen und einem kleineren



Fig. 122.
Medianschnitt durch den Augenhöcker der *Myrmeleon*-Larve mit drei Augen, das rechte nur seitlich getroffen; linke Hälfte ohne Pigment gezeichnet; kombiniert. Vergr. 510:1. (Hesse 1901.)
sti Stiftchensaum. *hy* Epiderm. *szk* Sehzellenkern. *nf* Nervenfaser. *k'* Kristallkörper. *cz* corneagene Zelle.

mehr proximalen Zellenkranze zusammen. Die pyramidenförmigen Sehzellen sind radiär angeordnet und berühren einander in der Mitte; sie tragen an ihrem der Achse zugekehrten Ende einen Stiftchensaum (Grenacher, Hesse). — Die *Sialis*-Larve hat jederseits nur sechs Augen. „Die Augen . . . zeigen eine ausgesprochene axonische Anordnung der Sehzellen um die Augenachse, sie müssen daher als monaxonische bezeichnet werden. Wenn man das durch die nahe Berührung der Stiftchensäume eines Zellkranzes entstehende Gebilde als Rhabdom bezeichnet — und dem steht grundsätzlich nichts im Wege, wenn auch die vielstrahlige Gestalt eines solchen Rhabdoms etwas vom Gewöhnlichen abweicht — so haben wir hier zwei Rhabdome, ein distaleres und ein proximaleres, die jedoch die gleiche Axe haben" (Hesse 1901).

Panorpata. Die Panorpata sind im Besitze von drei Ocellen von nahezu gleicher Größe. Ihre Cornea ist außen konvex und springt nach innen zapfenartig vor. Die corneagenen Zellen sind fast kubisch.

„Irispigment" des Epiderms ist vorhanden; auf der Rostralseite sind die pigmentführenden Epidermzellen eine Strecke weit ansehnlich verlängert und bilden einen gegen die Retina umbiegenden Wulst. Zwischen den Corneagenzellen und der Retina bleibt eine Lücke, in welcher eine bindegewebige Zwischenschicht liegt; sie stellt eine anscheinend einheitliche Membran dar, die sich aus nur wenigen Zellen zusammensetzt. — Die Rhabdome werden stets von zwei Sehzellen gebildet, welche selbst randständiges Pigment enthalten, das jedoch in der Region der Rhabdome fehlt (Link).

Trichoptera. Die Stirnaugen der Trichopteren-Imagines nehmen eine Sonderstellung ein (Fig. 123). Das ganze Sehorgan ist von einer Chitinkapsel umschlossen, welche ungefähr die Form eines gegen seine

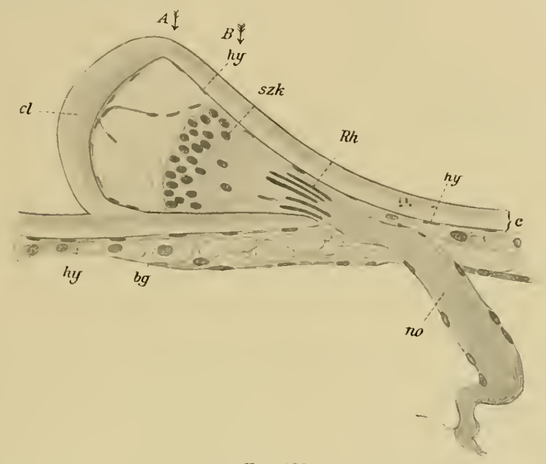


Fig. 123.
Medianschnitt durch das Stirnauge von *Anabolia*, etwas kombiniert. Vergr. 315 : 1. (Hesse 1901.)

A u. *B* beziehen sich auf hier nicht wiedergegebene Querschnitte. — *cl* Cornealinse. *hy* Epiderm. *bg* Bindegewebe. *no* Sehnerv. *c* Cuticula. *Rh* Rhabdom. *szk* Kern einer Sehzelle.

Basis hin mehr und mehr plattgedrückten Zylinders hat, welcher der Stirn derart aufliegt, daß seine Achse nahezu senkrecht auf der Medianebene steht. Die gewölbte, nur wenig verdickte, konvex-konkave Cornealinse bildet den Deckel der Augenkapsel, ihr gegenüber liegt die basale Öffnung zum Durchtritt des Sehnerven. Die Kapsel ist von einer niedrigen Zellschicht ausgekleidet (Matrix der Cuticula), auf welche nach innen eine noch plattere Zellschicht folgt. Die Sehzellen lassen das äußere Drittel des Augenraumes frei, und hier hebt sich die innere Zellschicht zur Bildung einer kuppelförmigen Wölbung vom Epiderm ab. Der übrige Raum ist im Leben mit Flüssigkeit gefüllt. Zwischen die langgestreckten Retinazellen sind indifferente Zellen nicht eingeschaltet. Die rezipierenden Differenzierungen liegen als langgestreckte schmale Gebilde basal zwischen den Sehzellen und stellen

Rhabdome dar, welche jedesmal vier Zellen angehören. Die Lage der Rhabdome erklärt sich daraus, daß ihre optische Isolierung im Grunde der Augenkapsel viel vollständiger ist als nahe der Linse. Pigment fehlt ganz; die optische Isolierung geschieht allein durch die dunkel gefärbte Augenkapsel. — Dies Auge dürfte wohl kaum zur Bildperzeption geeignet sein und ist vermutlich hauptsächlich ein Richtungsauge (Hesse 1901).

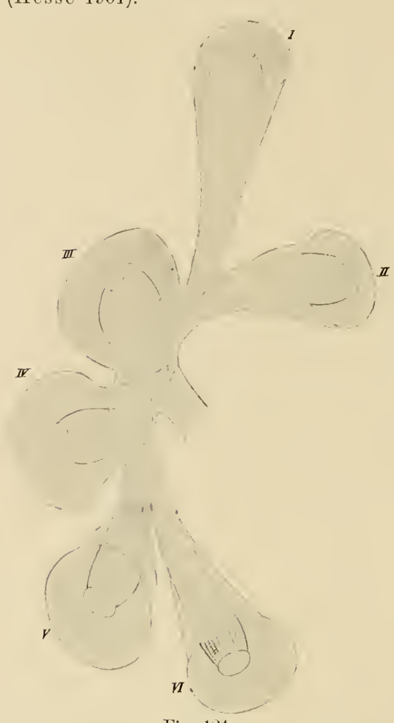


Fig. 124.
Die sechs Augen der Raupe von *Gastropacha rubi* L. in ihrer Verbindung und Lage zueinander. Vergr. (Pankrath 1890.)

Larven. Die Punktaugen der Phryganeidenlarven erscheinen jederseits am Kopfe in Form einer kleinen dunklen Erhebung. Diese einfach erscheinenden Augen bestehen jedoch tatsächlich aus je sechs Einzelaugen, deren Achsen nach dem Eintrittspunkte des Sehnerven hin konvergieren. Die Einzelaugen sind im Prinzip ebenso gebaut wie die Raupenaugen der Lepidopteren; nur eins der Einzelaugen hat eine nach innen gewölbte Cornealinse; im Bereiche der übrigen ist die Cuticula nicht verdickt und nur durchsichtig.

Sowohl die Augen der Raupen als auch die der Trichopterenlarven bilden eine besondere Form, welche von den Punktaugen der Imagines erheblich abweicht. Die Leistung dieser Ocellen geht vermutlich über die bloße Lichtperzeption hinaus und ermöglicht die Wahrnehmung (Unterscheidung?) von Körpern (Pankrath 1890).

Lepidoptera. Die Ocellen der Schmetterlinge sind im wesentlichen nach einem einheitlichen Plane gebaut; nur die Zygaeniden weichen etwas ab, indem sie über der Retina eine besondere Zellschicht besitzen. Überall ist eine mächtige Cornealinse entwickelt. Die seitliche Isolierung geschieht nicht durch Irispigment der peripherischen Epidermzellen, sondern durch die dunkel pigmentierte pericorneale Cuticula, die sich teilweise in mächtige, nach innen vorspringende Fortsätze auszieht, welche den Ocellus rings umgeben. Die Retina besteht bald aus einer geringen Anzahl großer, bald einer größeren Anzahl kleiner, schlanker Sehzellen. Bei den Noctu-

iden fehlt Pigment ganz; es häuft sich bei den Sesien an der Basis der Retina und am Sehnerven; bei Arctiiden und Zygaeniden liegt es in den Sehzellen selbst. Die Ocellen der Noctuiden erscheinen als die unvollkommensten, die der Zygaeniden als die vollkommensten. Sie sind möglicherweise zu einer Bildwahrnehmung fähig (Link 1908-09).

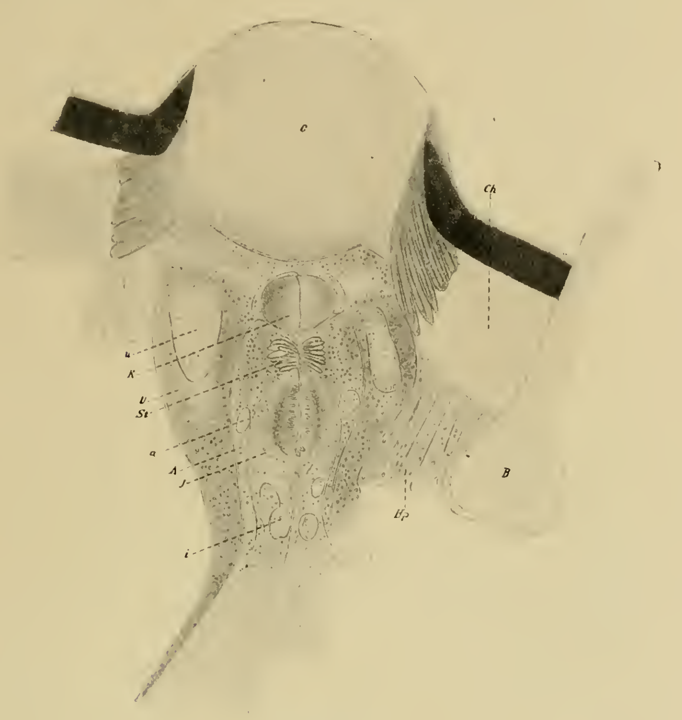


Fig. 125.
Längsschnitt durch ein Auge von *Gastropacha rubi* L., vergr. (Pankrath 1890.)
c Cornea. *Ch* Chitinhaut des Kopfes. *B* Borste. *K* Kristallkörper. *U* Zelle des Umhüllungskörpers. *u* ihr Kern. *A* Äußere Zelle der Retinula, *a* ihr Kern. *I* innere Zelle der Retinula, *i* ihr Kern. *Hp* Epidermzellen. *St* Stäbchen.

Larven. Die Raupen besitzen fünf oder sechs Augen jederseits am Kopfe in der Nähe der Mandibeln (Fig. 124). Ihre Größe, Stellung und Entfernung voneinander variiert vielfach; doch stehen sie miteinander in Verbindung und entsenden einen gemeinsamen Nerven zum Gehirn, ohne daß es zur Ausbildung eines peripheren Ganglion opticum kommt (Pankrath gegen Landois). Der feinere Bau aller Ocellen ist wesentlich der gleiche, und Pankrath (1890) unterscheidet die Cornea, den Umhüllungskörper, den Kristallkörper und die Retinula.

Die Cornea erhebt sich etwas über die Haut des Kopfes und stellt eine bikonvexe, plankonvexe oder konkav-konvexe Linse dar. Als Ausdruck ihrer Dreiteiligkeit läßt die kreisrunde Cornealinse drei helle Linien erkennen, welche von ihrem Zentrum unter Winkeln von 120 Grad auseinander laufen. Jedes der drei Kreissegmente ist das Produkt einer unter ihm gelegenen Matrixzelle. Diese drei großen Matrixzellen hüllen den übrigen Teil des Auges, die Retinula und den Glaskörper vollständig ein und bilden den Umhüllungskörper Pankrath's (Fig. 125). Mit ihren äußeren Enden (Oberflächen) bedecken sie die ganze Innenfläche der Linse, während in einiger Entfernung von dieser ihre Seitenflächen auseinander weichen und so einen Hohlraum zur Aufnahme des Kristallkörpers und der Retinula bilden., Erst etwa in der halben Höhe des Kristallkörpers beginnt die Pigmentierung dieser Zellen, deren oberflächliche (äußere) Partie pigmentfrei bleibt, ebenso wie der Plasmahof, welcher den sehr großen Kern umgibt. Auch die benachbarten Epidermzellen führen Pigment. — Die Zellen des Umhüllungskörpers erscheinen als erheblich modifizierte Epidermzellen. Sie verjüngen sich basalwärts stark und umgeben hier den Nerv. — Der Kristallkörper wird nach innen von dem stark pigmentierten, äußeren Ende (Kopfe) der Retinula begrenzt, in das er etwas eingesenkt erscheint. Auch er besteht aus drei Teilen, deren jeder das Produkt einer der drei kleinen, glashellen Zellen ist, welche sich als vollständige Hülle um ihn legen. Ein Zusammenhang zwischen Kristallkörper und Nerven besteht nicht (Pankrath gegen Landois). — Die Retinula ist ein keulenförmiger, aus sieben Zellen aufgebauter Körper; seine drei äußeren Zellen sind mit Stiftchen versehen (Hesse) und reichen bis an den Kristallkörper, sind stark pigmentiert und ihre stark lichtbrechenden Stiftchen, welche da liegen, wo sich die drei Zellen gegeneinander neigen und zusammenstoßen, sind radial um die Augenachse zu mehreren horizontal übereinander gelagert. Die vier inneren Zellen der Retinula sind in ihrem dem Lichte zugewendeten Abschnitte reich pigmentiert, und ihre Basen setzen sich (wie die der stiftchenführenden Zellen) in den Nerv fort. Sie enthalten eigentümliche schleifenförmige Differenzierungen mit starkem Lichtbrechungsvermögen (Pankrath). In etwas anderer Form bei *Euprepia caja* L. entwickelt, erweisen sich diese Differenzierungen als Stiftchensäume, die indessen zu einer gleichmäßigen Masse verschmolzen sind (Hesse 1901).

Diptera. Die Stirnaugen von *Helophilus* (Syrphidae) weichen nach Hesse (1901) in mehrfacher Beziehung von denen anderer Insekten ab, und ihr Verhalten muß mit Rücksicht auf gewisse Punkte als abgeleitetes angesehen werden, während der Bau der lichtperzipierenden Elemente sehr ursprünglich erscheint (Fig. 126). Die stark bikonvexe, deutlich geschichtete Cornealinse bildet in dem Mittelauge jederseits einen Winkel mit der benachbarten Cuticula, und die Augenachse steht zu der letzteren nicht senkrecht, sondern verläuft ihr annähernd parallel. Die im mittleren Ocellus sehr niedrigen, in den seitlichen dagegen zylindrischen, corneagenen Zellen scheinen seitlich in die Epidermzellen überzugehen und sind von der unter ihnen gelegenen Retina durch eine besondere Membran getrennt. Nach Redikorzew (1900) besteht diese „praeretinale Membran" aus zwei ineinander umbiegenden Lagen sehr platter Zellen (*Eristalis*, *Syrphus*). Bei anderen Stirnaugen fehlt diese Membran, deren Genesis nicht bekannt ist. Im mittleren Auge liegt die Retina nicht, wie in den seitlichen Stirnaugen, der Corneagenschicht

dicht an, sondern es existiert ein weiter Spaltraum zwischen der letzteren und der praeretinalen Membran, durch welchen die Sehzellen von der Linse abgedrängt werden. Dieser Raum enthält Zellen, welche vielleicht bei dem lebenden Tiere in der ihn ausfüllenden Flüssigkeit flottieren. — Zwischen den hohen schlanken Sehzellen fehlen indifferente Zellen. Die verschiedene Verteilung des Pigments zeigt Fig. 126. Die pigmentfreien, etwas verschmälerten Teile der Sehzellen in der kaudalen Augenhälfte zeigen an ihren Seitenwänden die „Stäbchen", deren Lage und Form Fig. 127 veranschaulicht. Die in der Sehzelle verlaufenden Neurofibrillen schwellen gegen ihr Ende hin an, treten an die Wand des „Stäbchens" und tragen eine besondere plättchenförmige Endverdickung. Die Endplättchen wären nach Hesse Bildungen gleicher Art wie die Stiftchen im Stiftchensaume der Sehzellen der Myriopoden. — Die

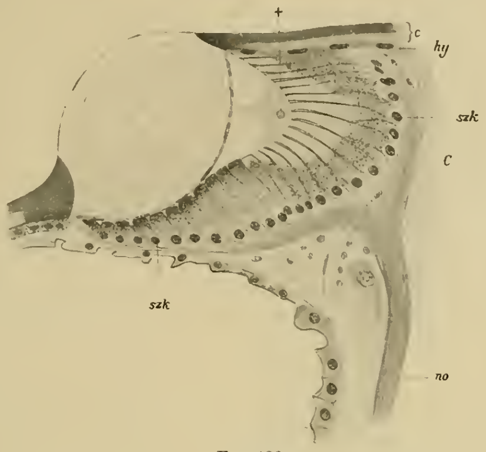


Fig. 126.
Medianschnitt durch das mittlere Stirnauge von *Helophilus* spec. Vergr. 315 : 1. (Hesse 1901.)
c Cuticula. *hy* Epiderm. *szk* Kern einer Sehzelle. *no* Sehnerv. + Zellen des Spaltraums (cf. Text). *C* caudal.

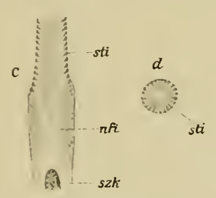


Fig. 127.
Stäbchen aus dem caudalen Teile des mittleren Stirnauges von *Helophilus*, *c* längs, *d* quergeschnitten. Vergr. 900 : 1. (Hesse 1901.)
sti Stiftchensaum. *nfi* Neurofibrille. *szk* Sehzellenkern.

Fig. 128.
Recipierende Endorgane der Stirnaugen von *Helophilus* aus dem rostralen Teile. Vergr. 900 : 1. (Hesse 1901.)

Sehzellen des rostralen Augenabschnittes enthalten keine „Stäbchen", vielmehr sind ihre distalen Enden durch eine Ringfurche vom übrigen Zellkörper abgegrenzt und sitzen ihm wie ein flacher Knopf auf (Fig. 128). Sie sind mit Pigment ganz erfüllt und zeigen an ihrer Ober-

fläche dieselben Endplättchen wie die „Stäbchen" der übrigen Sehzellen, sowie Neurofibrillen, die mit jenen endigen. Jede Sehzelle setzt sich in eine Nervenfaser fort, deren Gesamtheit den Sehnerven bildet (Hesse 1901).

Bei den Pupiparen sind entweder drei Ocellen entwickelt oder gar keine. Unter den an Säugetieren parasitierenden Formen sind sie nur bei *Lipoptena* vorhanden, fehlen aber bei *Hippobosca* und *Melophagus*; bei den Vogelparasiten fehlen sie den Gattungen *Ornitheza*, *Olfersia*, *Lynchia* und *Crataerhina*, sind dagegen nachweisbar bei *Ornithoeca*, *Ornithomyia* und *Stenopteryx*. Bei *Stenopteryx* fehlen sie indessen manchen Individuen schon ganz, bei anderen sind sie rudimentär. Der Rückgang der Ocellen ist um so stärker, je mehr der Parasit an seinen Wirt gebunden, d. h. in je höherem Grade er Parasit geworden ist (Massonat 1909).

Bei der *Chironomus*-Larve stehen die „Augenflecke" jederseits paarig am Kopfe. Sie bestehen aus einer dunklen Pigmentmasse, deren auf der einen Seite gerade abgeschnittenem Rande einige lichtbrechende Körperchen aufliegen. Den feineren Bau dieser Augen untersuchte Hesse an der Larve von *Ceratopogon*. Die schwarzen Flecke sind aus mehreren Zellen zusammengesetzte Pigmentbecher, in welche helle Sinneszellen hineinragen, die Stiftchensäume zu tragen scheinen. In diesen Augen haben wir wohl die einfachste den Arthropoden überhaupt zukommende Form eines lichtperzipierenden Apparates vor uns, der wahrscheinlich als eine (provisorische) Erwerbung der Larve anzusehen ist.

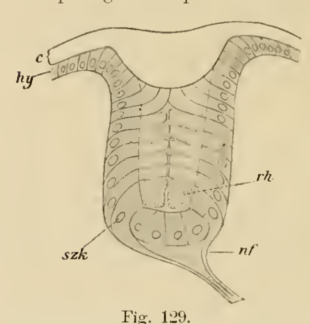


Fig. 129.
Schematischer Längsschnitt durch ein Auge der *Dytiscus*-Larve. (Hesse 1901.)
c Cuticula. *hy* Epiderm. *szk* Kern einer Sinneszelle. *nf* Nervenfaser. *Rh* Rhabdomer.

Siphonaptera. Der Hundefloh (*Pulex canis* Curt.) hat wie seine Verwandten aus derselben Ordnung keine Komplexaugen, sondern jederseits am Kopfe nur ein Stemma. Das Auge ist rings von einer dicken Chitinkapsel umschlossen, in welche die bikonvexe Cornealinse eingesetzt ist und die vollkommen undurchsichtig erscheint. Sie ist birnenförmig und richtet ihre Spitze nach innen und unten. Die Retina enthält kein Pigment (Grenacher). Untersuchungen über den feineren Bau dieses Auges scheinen seit Grenacher nicht vorzuliegen. — Der Larve fehlen Sehorgane.

Coleoptera. Der Bau des Larvenauges von *Dytiscus* ist aus Fig. 129 ersichtlich. Die lichtperzipierenden Zellen liegen in der Tiefe der Augenbecher und tragen nach der Augenachse zu einen Anhang, das „Stäbchen". Diese „Stäbchen" sind an den Flächen, die sie einander zuwenden, mit Stiftchen besetzt, von welchen gegen die Mitte des „Stäbchens" feine Fasern (Neurofibrillen) ausgehen, die sich umbiegend zu einem Faserzuge vereinigen, der in die Sehzellenkörper eintritt. Jede Zelle besitzt zwei voneinander getrennte Stiftchensäume (Hesse).

Strepsiptera. Die Augen des männlichen *Xenos rossii* Kirby zeigen einen eigentümlichen, von dem des Komplexauges erheblich abweichen-

den Bau. Strohm (1910) weist darauf hin, daß es sich hier nicht um Fazettenaugen handelt, sondern um ein zusammengesetztes Auge, welches durch Summierung von Ocellen entstanden ist und sich deshalb zutreffend als „ocelläres Komplexauge" bezeichnen lasse (Fig. 130 A, B, C). Diese jederseits am Kopfe stehenden, mächtigen Sehorgane bestehen je aus etwa 50 Einzelaugen, die dicht gedrängt stehen. Die Einzellinsen, zwischen welchen die Cuticula behaart ist, sind auffallend groß, sehr deutlich geschichtet und von charakteristischer Zapfenform. An jeden dieser dioptrischen Apparate schließen sich seitlich die stark pigmentierten, großen Epidermzellen an, welche die innere Linsenpartie in einen Pigmentmantel einschließen. Die corneagene Schicht besteht aus wenigen niedrigen Zellen, welche dem inneren Ende der Linse kappenartig auf-

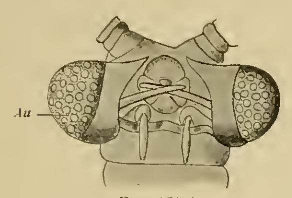


Fig. 130 A.
Kopf von *Xenos rossii* Kirby ♂, von der Unterseite. Vergr. (Strohm 1910.)
Au Augen.

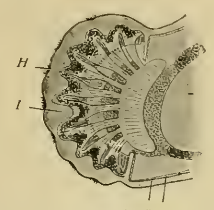


Fig. 130 B.
Frontalschnitt durch ein Auge von *Xenos rossii* Kirby ♂. Vergr. (Strohm 1910.)
H Haare. *L* Linse.

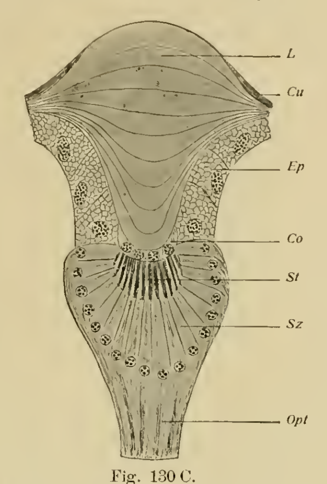


Fig. 130 C.
Medianschnitt durch ein Einzelauge von *Xenos rossii* Kirby ♂. Vergr. (Strohm 1910.)
L Linse. *Cu* Cuticula. *Ep* Epiderm. *Co* Corneagene Schicht. *St* Stäbchen. *Sz* Sehzellen. *Opt* Opticus.

liegen und weder eine Abgrenzung gegeneinander, noch auch gegen die Retina zu besitzen scheinen. Die Retina jedes Einzelauges baut sich aus 50—55 schlanken Zellen auf, deren Kerne basal liegen und welche nach der Linse zu Sehstäbchen zur Ausbildung gebracht haben. Die Stäbchen erscheinen röhrenförmig, von polygonalem, meist hexagonalem Querschnitt. Die Stiftchensäume sind auf die Seiten der Sehzellen verlagert und bilden im Querschnitt breite, das Sehzellenende umgebende Ringe. Jede Sehzelle entsendet einen basalen Nervenfortsatz.

Hymenoptera. Bei den aculeaten Hymenopteren scheinen nach Grenacher's, Redikorzew's und Hesse's Untersuchungen die Stirnaugen ziemlich übereinstimmend gebaut zu sein. Ihre Cornealinse zerfällt in einen äußeren härteren Abschnitt von fast sphärischer Form und einen inneren weicheren, der sich der Retinaoberfläche genau

anpaßt (Fig. 131 a und b). Seitlich am Linsenrande stehen in bestimmter Ausdehnung hohe pigmentreiche Zellen, die über den Rand der Retina vorspringen. Sie repräsentieren gürtelartige Zonen von wechselnder Breite (Redikorzew's „Iris"). Im übrigen ist die Linse von niedrigen corneagenen Zellen bekleidet (Grenacher's und Redikorzew's „Glaskörper"). Die hohen schlanken Sehzellen sind distal wenig oder garnicht, proximal dagegen wohl pigmentiert und ziehen sich je in eine Nervenfaser aus. Die perzeptorischen Differenzierungen gehören ihrem distalen Teile an in Gestalt von zu zweien zusammenstehenden Plättchen, deren jede einer Sehzelle angehört; sie bilden durch ihre Zusammenlagerung ein Rhabdom, dessen Rhabdomere Stiftchensäume sein dürften. Die erwähnten „Iriszellen" ziehen sich in Fasern aus, welche ihre Richtung zum Sehnerven nehmen. Ein Fibrillenbündel durchzieht die Zellen von ihrer Basis aus nach dem freien Ende hin und löst sich in der Umgebung des Kerns in Einzelfibrillen auf, die sich jenseits des Kerns wieder vereinigen, um am Ende der Zelle pinselartig zu einem Fibrillen-

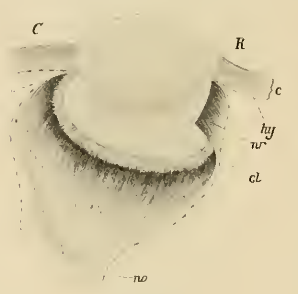


Fig. 131 a.
Längsschnitt durch das mittlere Stirnauge von *Vespa crabro* L. Vergr. 95 : 1. (Hesse 1901.)
C caudal. *R* Rostral. *c* Cuticula. *hy* Epiderm. *nr* Nebenretina. *cl* Cornealinse. *no* Sehnerv.



Fig. 131 b.
Ein dem vorigen paralleler Schnitt durch ein seitliches Stirnauge von *Vespa crabro* L. Vergr. 95 : 1. (Hesse 1901.)
cl' proximaler Teil der Cornealinse. Bezeichnungen wie in der vorigen Figur.

kegel auseinanderzustrahlen, dessen Enden etwas über die Zelle hinauszuragen scheinen. Die fraglichen „Iris"-Zellen sind also ebenfalls Sinneszellen und jedenfalls lichtempfindlich; sie formieren eine Nebenretina, welche als eine Neuerwerbung der Hymenopteren erscheint. Die Nebenretina des mittleren Auges erhält ihre Strahlen von hinten, die der seitlichen Augen von vorn und von der Seite, die des rechten Auges von links und umgekehrt. Die Hauptretina erhält entsprechend ihrer größeren Entfernung von der Linse wohl Bilder von näheren Objekten, während die Nebenretinae scharfe Bilder entfernterer Gegenstände empfangen. „Hier ist also dieselbe Arbeitsteilung in eine Retina für Nahe- und eine solche für Fernsehen durchgeführt, wie in den Stirnaugen von *Helophilus* und denen von *Agrion* und *Aeschna*. Aber bei allen diesen ist der Weg zu diesem Ziel jedesmal ein anderer" (Hesse).

Die Augen der Tenthredinidenlarven (Fig. 132) haben große Ähnlichkeit mit imaginalen Augen. Ihre bikonvexe Cornealinse ist deutlich geschichtet. Die corneagenen Zellen verhalten sich verschieden. Die Sehzellen stehen in Gruppen, enthalten Pigment und tragen Rhab-

dome. Die von den Gruppen ausgehenden Nerven bilden gesonderte Bündel, welche einzeln oder zu mehreren vereint die Basalmembran (Produkt der Corneagenzellen) durchsetzen und hinter dieser erst den Sehnerven formieren. Die dichte, annähernd halbkuglige Zellmasse (Fig. 132, *is*) deutet Hesse als Anlage des Imaginalauges.

B. Komplexaugen.

Das sogenannte zusammengesetzte oder Komplexauge (Fazettenauge) besteht aus einer großen, übrigens aber nach den Arten wechselnden Anzahl von „Einzelaugen" (Ommatidium, Omma, Fazettenglied), d. h. nahezu untereinander gleichartigen Bestandteilen, welche in radiärer, nach außen divergierender Anordnung das Auge durchsetzen. Jedes dieser selbst wieder zusammengesetzten Einzelaugen stellt eine unter-

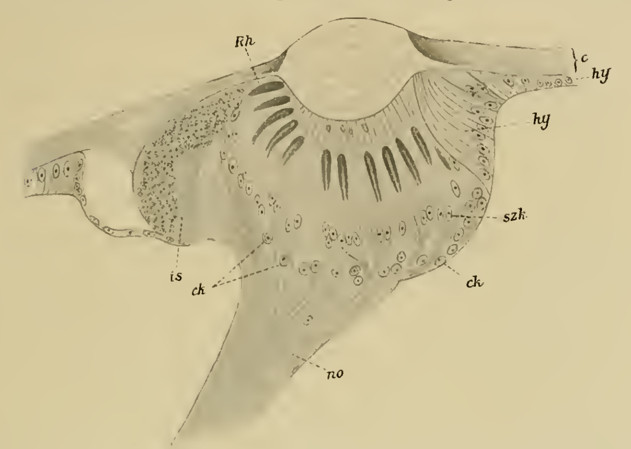


Fig. 132.
Medianschnitt durch das Auge einer Larve von *Hylotoma rosarum* Fabr. nach Entfernung des Pigments. Vergr. 280 : 1. (Hesse 1901.)
c Cuticula. *hy* Epiderm. *szk* Kern einer Sehzelle. *ck* Kern einer corneagenen Zelle. *no* Sehnerv. *is* Imaginalscheibe. *Rh* Rhabdom.

geordnete Einheit dar. Da jedem Fazettengliede eine Corneafazette angehört, so erkennt man das Komplexauge der Insekten als solches schon bei äußerer Betrachtung (mit der Lupe) an den zahlreichen Fazetten seiner Außenfläche, d. h. seiner über dem Auge modifizierten Cuticula.

Jedes Omma besteht seinerseits wieder aus folgenden Teilen. An seinem äußersten (distalen Ende) liegt die Corneafazette, die sehr allgemein eine Schichtung erkennen läßt und oft linsenförmig gewölbt ist (Cornealinse). Die Cornea wird entweder von besonderen Corneagenzellen gebildet, wobei wohl in manchen Fällen auch schon die Kristallkegelzellen beteiligt sind; oder die Corneagenzellen treten als solche nicht mehr in Tätigkeit, und dann liefern die Kristallkegelzellen allein die Cornea (höhere Insekten). — Nach innen folgen auf die Cornea die vier Kristallzellen (Kegelzellen), welche bei dem euconen Auge (Gre-

nacher) den Kristallkegel ausscheiden, welcher, seiner Herkunft von vier Kristallzellen entsprechend, aus vier Segmenten besteht, die sich um die Omma-Achse gruppieren. Diese Kristallzellen und ihre Kerne werden seit Claparède vielfach als Sempersche Zellen bzw. Kerne bezeichnet. Ein Zusammenhang des Kristallkegels mit dem Rhabdom liegt nirgends vor. Die Kristallkegel, früher (Leydig 1855) als rezipierende Elemente aufgefaßt, wurden von Grenacher (1879), dessen Untersuchungen für das Verständnis des Komplexauges grundlegend sind, richtig als dioptrischer Apparat erkannt. — Grenacher wies ferner nach, daß der Kristallkegel entgegen der älteren Auffassung nicht als ein notwendiger Bestandteil des Komplexauges angesehen werden könne, weil er gewissen Insekten fehlt. Wo der Kristallkegel vollkommen vermißt wird, handelt es sich nach Grenacher's Terminologie um ein acones Auge. An die Innenfläche jeder Corneafazette setzt sich hier ein meist kurzer und flacher Kegel an, der seine Spitze nach innen richtet. Acone Augen sind von Forficuliden, Rhynchoten, Dipteren und Coleopteren pr. p. bekannt. — Endlich unterscheidet sich nach Grenacher von diesen beiden Augenformen ein dritter Typus, das pseudocone Auge, dadurch, daß die vier Kristallzellen eine weiche flüssige oder halbflüssige Substanz ausscheiden, welche funktionell dem Kristallkegel gleichzusetzten sei und durch trichterförmige Hauptpigmentzellen in ihrer Lage gehalten werde (Pseudoconus, Fig. 133). Sie liegt nach außen von ihren Matrixzellen, also zwischen ihnen und der Corneafazette (Diptera brachycera).

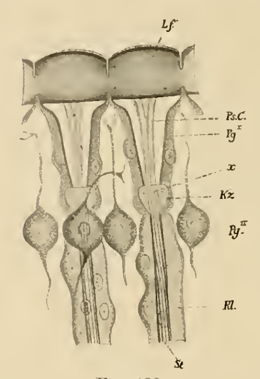


Fig. 133.
Zwei Ommata aus dem Complexauge von *Musca vomitoria* L. Vergr. (Grenacher 1879.)
PsC Pseudoconi. *x* Verlängerung der Vorderenden der Stäbchen zwischen die Kristallzellen hinein. *Pg II* kugelige Pigmentzellen zweiter Ordnung mit Ausläufern. *Lf* Corneafacette. *Pg I* Pigmentzellen. *Kz* Kristallzellen. *Rl* Retinula. *St* Stäbchen.

Diese Grenachersche Einteilung ist nicht ohne Widerspruch geblieben, indem Hickson (1885) die pseudoconen Augen den euconen gleichsetzt mit der Begründung, daß der Pseudoconus aus vier mit Flüssigkeit gefüllten Vakuolen der Kristallzellen bestehe und daß im pseudoconen Auge nur der Kern hinter der dioptrischen Differenzierung liege, statt vor ihr, wie bei den euconen Augen; Carrière (1885) will die pseudoconen und aconen Augen vereinigen, denn beide seien nur extreme Formen desselben (aconen) Typus. Dietrich (1909) kommt zu der Überzeugung, daß der Pseudoconus nichts anderes als ein Teil der Fazette sei, in die er sich kontinuierlich fortsetze, ohne daß allerdings die ganze Bildung (Corneafazette + Pseudoconus) in allen ihren Teilen ganz gleich beschaffen wäre. „Nähert sich der Pseudoconus von *Laphria* in seiner Beschaffenheit der harten, widerstandsfähigen Fazette, so zeigt oft auch die innere Schicht der Fazette eine Ähnlichkeit mit dem Pseudoconus" (*Chrysogaster*, *Simulium*). In diesem Falle ist man in Zweifel, wo man die Grenze zwischen Fazette und Pseudoconus annehmen solle. Eine Vierteilung des Pseudoconus konnte Dietrich so wenig wie Carrière erkennen. Man wird diesen beiden Autoren darin beistimmen können,

daß der Pseudoconus keine Bildung sui generis, sondern nichts anderes sei, als eine zapfenartige Vorwölbung der Cornea, welche dem von Kirchhoffer (1907) bei gewissen Käfern (vgl. unten!) gefundenen Processus corneae entspricht. Somit müßte der alte Grenachersche Typus des pseudoconen Auges wohl am besten ganz aufgegeben oder die Bezeichnung mit der Modifikation beibehalten werden, daß das pseudocone Auge nur eine besondere Ausbildungsform des aconen Auges sei. — Dietrich weist dann ferner darauf hin, daß auch zwischen dem pseudoconen und euconen Typus kein wesentlicher Unterschied bestehe. Bei den Bibioniden bleiben tatsächlich Zweifel, ob man den Kristallzellen schon die Bildung eines echten Kristallkegels zuerkennen solle, wie Hesse (1908) es tut, oder nicht.

Nach innen von den Kristallzellen kommen als lichtperzipierende Elemente die Retinulazellen zur Ausbildung, die gewöhnlich zu je sieben eine Retinula aufbauen. Es gewinnt jedoch den Anschein, als ob die Retinula ursprünglich achtteilig sei. Die Hymenopteren besitzen regelmäßig acht Sehzellen (Hesse), ebenso *Cicada* (Grenacher); bei manchen Insekten ist eine achte Sehzelle in besonderer Lage vorhanden (*Dytiscus*, *Phryganea*, Coleoptera, Diptera, vielleicht auch Sphingiden und Noctuiden). Die Sieben- und Sechszahl würde dann auf einer Reduktion beruhen. Die Hypothese Dietrich's (1909), welche die Siebenzähligkeit der Retinulae mit der Fähigkeit, sieben Lichtqualitäten wahrzunehmen, in Verbindung bringt, kann hier nur kurz erwähnt werden.

Die Zellen der Retinula besitzen nach der Achse des Einzelauges hin je eine Oberflächendifferenzierung, das „Stäbchen" oder Rhabdomer (Ray Lankester). Die Rhabdomere in ihrer Gesamtheit stellen das Rhabdom des Ommas her. Durch die vortrefflichen Untersuchungen Hesse's (1901) wurde der Nachweis geführt, daß die Rhabdomere Stiftchensäume sind, deren einzelne Komponenten je dem verdickten Ende einer Neurofibrille gleich sind. Jede Neurofibrille durchsetzt dann vom Stiftchen aus die Retinulazelle, gelangt in den nervösen Fortsatz und mit ihm ins Gehirn. „So wäre also jedes Stiftchen durch eine kontinuierliche Leitung mit einer zentralen Zelle verbunden." Hesse sagt dann ferner: „Die Stiftchensäume selbst sind in verschiedener Weise modifiziert. In vollkommenster Ausbildung zeigt jedes Stiftchen an seiner Basis eine rundliche oder längliche Verdickung, ein Knöpfchen, an welches sich dann die Fibrille anschließt; zwischen der Lage der Knöpfchen und dem granulierten Zellplasma liegt eine helle Zone, die Schaltzone, in der die Fibrillen am deutlichsten zutage treten, während sie zwischen den Granulationen des Zellplasmas oft ganz verschwinden. Die Knöpfchen und die Schaltzone werden nicht selten vermißt, die Stiftchen und die Neurofibrillen sind jedoch notwendige Bestandteile des Stiftchensaumes. Die Ausbildung der Stiftchen wechselt sehr: sie können von verschiedener Länge sein, zuweilen ganz kurz bleiben und selbst zu blättchenartigen Bildungen (*Helophilus*-Stirnauge) werden. Weiter können sie in ihrer Substanz mehr oder weniger verändert sein — was sich zunächst an ihrer verschiedenen Färbbarkeit kundgibt; ja ich zweifle nicht, daß sie zuweilen eine cuticuläre Beschaffenheit annehmen. Das wird besonders deutlich, wenn sie eng (vielleicht durch eine Kittsubstanz) miteinander verbunden sind — wobei man wenigstens ihre gesonderte Existenz an dünnen Schnitten noch erkennen kann (z. B. *Dytiscus*-Komplexauge) — oder wenn sie zu einer homogenen Masse verschmolzen sind."

Wenn man das Rezeptorium (Stiftchen) allgemein als eine Oberflächendifferenzierung der Zelle auffaßt, so würden die Retinulazellen ihre Oberflächen der Retinulaachse zuwenden und somit eine eigenartige Orientierung aufweisen. Die perzeptorischen Fortsätze sind peripherisch von Pigment eingehüllt.

Zu jedem Einzelauge gehören ferner zwei Hauptpigmentzellen, welche seitlich vom Kristallkegel liegen. Es spricht sehr viel dafür, diese Zellen als den Corneagenzellen genetisch gleichwertig zu erachten (vgl. Hesse 1901, Johansen 1893). Kirchhoffer (1910) fand bei *Dermestes vulpinus* F., daß die „Semperschen Zellen" anfangs nur geringen Anteil an der Ausbildung der Cornea nehmen, die erste dünne Cornealamelle vielmehr hauptsächlich von den Haupt- und Nebenpigmentzellen gebildet wird. Das gleiche trifft für *Hydrous aterrimus* Esch. zu (Kirchhoffer). In Übereinstimmung hiermit berichtet schon Phillips (1905), daß bei der Honigbiene die Linse teils von den Hauptpigmentzellen, teils von den Nebenpigmentzellen gebildet werde, ohne daß die Semperschen Zellen nach dieser Richtung hin in Tätigkeit treten. — Die in ihrer Anzahl nicht konstanten Nebenpigmentzellen sind nach Hesse indifferente Zellen, welche zwischen den Ommen stehen, jedoch nicht so, daß jedes Omma seinen eigenen Kranz von Pigmentzellen hätte.

Eine bei Nachtschmetterlingen zuerst von Leydig beschriebene Bildung des Komplexauges ist das Tapetum. Es liegt in Gestalt einer schönen glänzenden Membran in der Tiefe des Sehorgans. Exner bestätigt Leydig's Angabe, daß es sich um kleine Tracheenäste handelt, welche die Membrana fenestrata (die Membran, durch welche das Auge nach innen abgeschlossen ist und durch welche die nervösen Elemente hindurchtreten) durchbohren und sich im Auge in Büschel feinster Zweige auflösen. Jedes dieser Büschel umgibt korbartig das basale Ende eines Sehstabes und läuft an ihm, ihn peripherisch umhüllend, nach außen (corneawärts). M. Schultze läßt die Tracheen da enden, wo der Übergang des dickeren zum dünneren Teile des Sehstabes stattfindet; nach Leydig enden sie weiter basalwärts (Exner). Physiologie des Tapetums vgl. unten.

Physiologie des Komplexauges.

Die erste und noch heute gültige Theorie des Komplexauges wurde von J. Müller (1826) aufgestellt. Sie besagt, daß die Insekten ein aufrechtes Netzhautbild haben, welches sich den Einzelaugen entsprechend aus einer großen Anzahl voneinander gesonderter Bildpunkte mosaikartig zusammensetzt (Theorie des „musivischen Sehens"). Diese Theorie wurde später bekämpft und fast vergessen, ist jedoch wenigstens für den euconen Typus jetzt wohl allgemein anerkannt, nachdem vor allen Grenacher und Exner unsere Kenntnis des Fazettenauges durch morphologische und physiologische Studien sehr vertieft haben.

In jedem Einzelauge kann nach Exner (1891) entweder ein „Appositionsbild" oder ein „Superpositionsbild" entstehen. In dem Fazettengliede mit einem Appositionsbild werden die nicht senkrecht auf die Cornea fallenden Strahlen durch den als Linsenzylinder wirkenden Kristallkegel nach den Seiten hin ausgeschaltet und vom Pigment absorbiert. Nur die annähernd senkrecht einfallenden Strahlen können also zu einer Lichtempfindung des Einzelauges werden. So kommt das musivische Sehen zustande, d. h. das Gesamtbild im Auge setzt sich aus

zahlreichen mosaikartigen Lichtpunkten zusammen, und jedes Ommatidium bildet nicht ein ganzes Bild, sondern nur ein Teilbild.

Ähnlich liegen auch die Verhältnisse bei dem Zustandekommen des Superpositionsbildes, doch werden die Strahlen, welche annähernd parallel in das Auge fallen, von den lichtbrechenden Körpern mehrerer benachbarter Einzelaugen derart gebrochen, daß sie sich in einem Punkte am distalen Ende desjenigen Fazettengliedes vereinigen, welches die Strahlen senkrecht treffen. — Nach Exner ist ein Merkmal für das Zustandekommen des Superpositionsbildes darin gegeben, daß die Kristallkegel weit von den Rhabdomen entfernt liegen, in welchem Falle zwischen dem lichtbrechenden und perzipierenden Bestandteil des Ommas ein durchsichtiger pigmentloser Zwischenraum vorhanden ist. Die Pigmentwanderung kann in einem Auge mit Superpositionsbild durch Abblenden ein Appositionsbild hervorrufen. In beiden Fällen entsteht ein zusammengesetztes aufrechtes Gesamtbild; nur werden bei dem Zustandekommen des Superpositionsbildes die Strahlen ausgiebiger ausgenutzt, das Auge, in dem es entsteht, hat eine größere Lichtstärke und eignet sich mehr zum Sehen in schwachem Lichte (Dämmerung, Nacht).

Hinsichtlich des musivischen Sehens sei übrigens darauf hingewiesen, daß wir zwar wissen können, wie das von uns angeschaute Bild im Auge des Insekts aussieht, nicht aber, wie das Insekt selbst es anschaut. Denn die Gesichtsvorstellung kommt nicht im Auge zustande, sondern im Gehirn, welchem das Auge nur die Daten gibt. Es genügt wohl, daran zu erinnern, daß wir selbst mit zwei Augen nur ein Bild und auch nicht das im Auge befindliche umgekehrte, sondern ein aufrechtes Bild sehen, indem die Gehirntätigkeit erst aus den vom Auge empfangenen Daten das definitive Bild (die Vorstellung) macht, — um die Möglichkeit, ja Wahrscheinlichkeit zuzugeben, daß auch die tatsächliche Gesichtsvorstellung des Insektes vom Netzhautbild verschieden sei. Jedenfalls besteht es nicht aus vielen einzelnen gesonderten Bildpunkten, sondern die Daten des Netzhautbildes werden im Gehirn zu einem einheitlichen Gesamtbild zusammengezogen. Da nur die Rhabdome, nicht aber ihre Zwischenräume innerviert sind, fällt ja überhaupt für das Gehirn die Möglichkeit zur Wahrnehmung dieser Zwischenräume fort.

Für das deutliche Sehen, das Lokalisieren, muß vor allem die Anzahl der Fazetten maßgebend sein; ferner wird das einzelne Fazettenglied um so weniger und um so bestimmtere Lichtstrahlen erhalten, je kleiner die Corneafazette und je länger der Kristallkegel ist. Wird er kürzer und die Fazette größer, so wird auch das sie treffende Strahlenbündel entsprechend in- und extensiver und zugleich diffuser. Viele kleine Fazetten vermindern also zwar die Intensität des Lichtes, vergrößern aber die Deutlichkeit des Sehens. Je stärker ferner das Auge gewölbt ist, aus um so verschiedeneren Einfallswinkeln kann es Licht erhalten; dadurch wird das gemeinsame Gesichtsfeld größer, und es werden weniger Fazetten von den Lichtstrahlen getroffen, die von demselben Punkte ausgehen. Die Gesichtsfelder der einzelnen Fazetten scheiden sich mehr voneinander, und die Deutlichkeit des Sehens steigert sich. Nach M. Schultze (1868) haben die Nachtfalter größere Fazetten als die Tagfalter: sie brauchen mehr Lichtstrahlen, um das Licht überhaupt zu empfinden (vgl. das Tapetum!). Im Zusammenhange hiermit muß erwartet werden, daß die Insekten mit vielen kleinen Fazetten und stark gewölbten Komplexaugen am deutlichsten sehen.

da sie auch die längsten Kristallkegel zu besitzen pflegen. Daß dies der Fall ist, sagt Forel (1910), „kann ich aus meinen eigenen Beobachtungen bestätigen, sowie auch, daß von den Insekten im allgemeinen ganz besonders die Bewegungen empfunden werden. Ein sehr deutliches Sehen ist bei den allerwenigsten Insekten vorhanden". — „Jene Insekten, die große konvexe Augen mit vielen Fazetten besitzen, sehen offenbar nicht nur sehr deutlich, sondern auch in viel größerer Entfernung (Odonaten, Tagfalter), als solche mit kleinen, flachen Augen" (Forel).



Fig. 134.

Mikrophotographie des aufrechten Netzhautbildes im Augenhintergrunde des Leuchtkäferchens (*Lampyris splendidula* L.). Vergr. 120. Aufgenommen mit Objektiv C von Zeiß.

Als Objekt diente ein Bogenfenster, durch welches eine Kirche gesehen wird. Auf eine Fensterscheibe war ein aus schwarzem Papier geschnittenes „R" geklebt. (Es erscheint wegen der Vervielfältigung durch Lichtdruck in Spiegelschrift.) Die Entfernung des Fensters vom Auge betrug 225 cm, die der Kirche vom Fenster 135 Schritte.

(Die Aufnahme geschah durch die k. k. Lehr- und Versuchsstation für Photographie und Reproduktionsverfahren in Wien.)

Über die Schärfe des dioptrischen Netzhautbildes macht Exner interesssante Angaben, welche sich auf *Lampyris* beziehen (Fig. 134). Die in der Figur wiedergegebene Photographie lehrt, daß *Lampyris*, „sofern es sich um das Netzhautbild handelte, noch imstande wäre, Schilderschrift in der Entfernung von einigen Metern zu lesen. Die Dicke der Hauptstriche des an der Fensterscheibe angebrachten *R* (vgl. die Fig.) betrug 4,9 cm, die Entfernung desselben vom Auge 2,25 m. Das *R* ist, obwohl die Photographie und die weitere Vervielfältigung desselben gewiß das Bild nicht gebessert, sondern nur geschädigt haben kann, noch erkenntlich". — „Der senkrechte Stab des ‚*R*' war 4,9 cm breit. Ein Gitter aus so dicken Stäben würde also das Leuchtkäferchen aus einer Entfernung von 225 cm noch als Gitter erkennen. Ein Netzhautbild von derselben Größe würde es auch erhalten, wenn Gitter und Entfernung sich proportional verkleinern würden. Es unterscheidet also auf die Distanz von 1 cm noch die Stäbe des Gitters, wenn diese nur 0,22 mm breit sind. Wie man sieht, eine Leistung des Auges, die nicht gering genannt werden kann und dem Tier beim Aufsuchen von Nahrung u. dgl. sehr wohl dienen dürfte." — Man darf annehmen, daß andere Insekten mit Superpositionsbild noch viel schärfere Netzhautbilder haben, worauf schon ihre Größe hindeutet. Ähnliches gilt auch von den Appositionsbildern (Exner 1891).

Bemerkenswert ist der Umstand, daß häufig, vielleicht in der Regel, das Netzhautbild des Komplexauges der Projektion des Objektes (wie wir es sehen!) nicht geometrisch ähnlich ist. Die Verzerrungen beruhen auf Einrichtungen des Auges, welche zugunsten der Erweiterung des Gesichtsfeldes getroffen sind (Schiefstellung der Kegel am Augenrande, Abweichungen der Cornea von der Kugelgestalt). „So muß z. B. die stärkere Krümmung des Auges an seiner Peripherie bewirken, daß ein

Quadrat, dessen eine Seite horizontal steht und das in einer kugligen Fläche um das Auge bewegt wird, ein Netzhautbild entwirft, das, wenn das Quadrat nach oben oder unten verschoben ist, die Form eines Rechteckes hat, dessen horizontale Seite länger ist; befindet sich das Quadrat aber rechts oder links, so bildet das Netzhautbild ein Rechteck, dessen vertikale Seite die längere ist. In den Zwischenstellungen bildet es Rhomben. Kurz das Netzhautbild eines solchen Auges wird an seinem Rande Verzerrungen zeigen, die dadurch zustande kommen, daß die Dimensionen derselben in radiärer Richtung (wobei die Mitte des Sehfeldes Zentrum ist) verkürzt sind." — Es fragt sich nun, fährt Exner fort, „ob diese geometrische Unähnlichkeit des Netzhautbildes mit dem Sehfeld nicht etwa das Sehen schwer schädigt" — und beantwortet diese Frage durch folgende wichtige Sätze: „Vom physiologischen Standpunkte aus ist eine solche Schädigung nicht zu erwarten. Erkennen doch auch wir die Größe eines Objektes ziemlich gut, ob das Objekt nahe oder ob es ferne, d. h. ob sein Netzhautbild groß oder ob es klein ist. Der Mensch, wenn er es nicht in der Schule gelernt hat, weiß nichts davon, daß er ein Netzhautbild besitzt und wie es gestaltet ist, der Arthropode noch viel weniger. Der Wert aller Sinnesorgane bei der Wahrnehmung der Außenwelt beruht vielmehr darauf, daß unter gleichen äußeren Bedingungen gleiche Nervenerregungen zum Zentralorgan gelangen. Aus der Differenz der Nachrichten, die dahin gelangen — unter sonst gleichbleibendem Zustand des Tieres und seiner Organe, — wird eine Differenz der Verhältnisse in der Außenwelt erkannt. Nun ist das Netzhautbild bei einem gegebenen Auge z. B. am Rande immer in der bestimmten Weise verzerrt. Es hat das betreffende Insekt einen Vogel, der am Rande seines Sehfeldes vorbeifliegt, immer mittels eines langgestreckten Netzhautbildes gesehen, und wenn nun wieder ein solches langgestrecktes Netzhautbild in demselben Teile des Sehfeldes auftritt, so wird es, vom Netzhautbild nichts wissend, den Vogel erkennen und sich zu verbergen trachten."

Hinsichtlich des Sehens von Bewegungen kommt Exner zu der Auffassung, „daß der Typus des Wirbeltierauges in vollkommener Weise dem Erkennen von Formen der äußeren Objekte, der Typus des Fazettenauges in vollkommenerer Weise dem Erkennen von Veränderungen an den Objekten dient". — Daß die Insekten in der Tat bewegte Gegenstände leicht ersehen (gleichgültig, ob das Tier sich bewegt oder das angeschaute Objekt) als ruhende, ist eine durch tägliche Erfahrung bestätigte Tatsache. Plateau (1888) überzeugte sich davon, daß die Entfernungen, auf welche das Insekt noch bewegte Gegenstände wahrnimmt (mit Flucht reagiert), sowohl nach der Art als auch individuell innerhalb weiter Grenzen wechseln. Cicindelen und *Locusta viridissima* L. sehen 1—1$^1/_2$ m weit, Hummeln 25—40 cm, Bienen 40—60 cm, *Musca domestica* L. 40—70 cm, Schmeißfliegen 100—150 cm, *Agrion elegans* Linden 50—60, *Libellula vulgata* L. 150—200, Tagschmetterlinge 100 bis 150 cm weit. Natürlich hängt die Sehweite sehr von der Größe des Objektes und der Lichtstärke ab.

Die Theorie des musivischen Sehens ist, auch in neuester Zeit, nicht unwidersprochen geblieben, und Vigier (1907) macht auf ihre Unzulänglichkeit namentlich mit Rücksicht auf die pseudoconen Dipterenaugen aufmerksam, in welchen nach seiner Auffassung in jedem Fazettengliede ein umgekehrtes kleines Bild entstehen müsse, welches merklich zu verändern der Pseudoconus nicht imstande sei. Jedes Ommatidium

erhält sieben gesonderte Bildchen entsprechend seiner Zusammensetzung aus sieben Retinulazellen und Rhabdomeren. —

Die Funktion des Tapetums besteht darin, das Licht, welches schon durch die lichtempfindlichen Teile durchgegangen ist, so zurückzuwerfen, daß es noch ein zweites Mal nutzbar wird, also die Netzhauterregung vergrößert. „Wenn man bedenkt, daß der im Innern eines solchen (Tracheen-)Büschels gelegene Sehstab sich in der Stellung für das auffallende Licht befindet für alle Lichtstrahlen, die durch ihn hindurchgegangen sind, sich aber in der Lage für durchfallendes Licht befindet, für Strahlen, die ursprünglich durch andere Sehstäbe gegangen waren, so leuchtet der Wert dieses Tapetums wohl zur Genüge ein. Um so mehr, wenn man weiter im Auge behält, daß das Rhabdom ein Lichtfangapparat auch für das reflektierte Licht ist. Es kann kaum einem Zweifel unterliegen, daß diese Form des Tapetums wohl die vollkommenste ist, die überhaupt in der Tierwelt vorkommt oder doch bekannt ist, nicht nur wegen der Anordnung an dem Sehstab, sondern auch wegen der Verwendung von Luft als einem Körper von sehr geringem Brechungsindex" (Exner). — Das bekannte Leuchten der Augen der Nachtfalter beruht auf der Reflexion durch das Tapetum, doch leuchten die Augen bei diesen Tieren, wie schon Leydig (1864) beobachtet hat, nicht permanent. Das Auge leuchtet in der Dunkelheit und erlischt im Licht. Beides sind Folgeerscheinungen von Pigmentverschiebungen, welche ihrerseits wieder zum Teil auch von dem subjektiven Befinden des Tieres abhängen (Näheres siehe Exner 1891).

Sehen von Farben. Lubbock hat durch Experimente für die Bienen (und Wespen) nachgewiesen, daß sie ein Unterscheidungsvermögen für Farben besitzen. Die Bienen unterscheiden alle Farben und verwechseln nur Blau und Grün miteinander; die Wespen dagegen scheinen Farbenunterschiede nur sehr wenig zu bemerken, Form und Ort aber um so deutlicher zu erkennen, während die Hummeln (*Bombus*) nach Forel's schönen Beobachtungen Farben viel intensiver empfinden als Formen. Blauler (bei Forel 1910, S. 35) spricht sich dahin aus, daß Lubbock's Experimente nicht mit mathematischer Gewißheit beweisen, daß es wirklich Farben seien, welche von den Insekten empfunden werden: es handle sich möglicherweise nur um Unterschiede der Helligkeitsgrade, um Intensitätsschwankungen zwischen Hell und Dunkel. Demgegenüber betont jedoch Forel, daß die Leistungen der Insekten über die farbenblinder Menschen hinausgehen.

Lubbock (1882) beobachtete ferner, daß die Ameisen die ultravioletten Strahlen, die wir selbst nicht sehen, zu erkennen vermögen, während die roten Strahlen anders empfunden werden als von uns. Übrigens sind diese Resultate der sehr scharfsinnigen Experimente Lubbock's nicht unbestritten geblieben. Graber (1883) will die Empfindlichkeit für ultraviolette Strahlen der Haut zuschreiben. Forel faßt seine Ergebnisse in folgende Sätze zusammen: „Die Ameisen spüren das Licht und besonders das Ultraviolett. — Sie scheinen das Ultraviolett hauptsächlich mittels der Augen wahrzunehmen, d. h. also es zu sehen, da sie sich, wenn ihre Augen gefirnißt sind, fast unempfindlich dagegen zeigen; deutlich reagieren sie in diesem Zustande nur auf direktes oder mindestens kräftiges Sonnenlicht. Meine Versuche scheinen mir zu beweisen, daß die photodermatischen Empfindungen bei den Ameisen schwächer vertreten sind als bei den von Graber untersuchten Tieren".

Interessante Mitteilungen über die Unterscheidung von Farben durch Nachtschmetterlinge macht Perraud (1904). Die Ergebnisse seiner mit farbigem Lichte angestellten Versuche sind kurz folgende: Die Nachtfalter empfinden die Verschiedenheit der Farben des Spektrums und werden durch sie ungleich beeinflußt. Das weiße Licht übt die größte Anziehungskraft auf sie aus und das diffuse Licht ist wirksamer. Den verschiedenen Einfluß der Farben läßt folgende Tabelle von Perraud erkennen:

Dem	weißen	Lichte	flogen	zu:	33,3	Proz.
,,	gelben	,,	,,	,,	21,3	,
,,	grünen	,,	,,	,,	13,8	,,
,,	orangefarbigen	,,	,,	,,	13,0	,,
,,	roten	,,	,,	,,	11,5	,,
,,	blauen	,,	,,	,,	4,9	,,
,,	violetten	,,	,,	,,	2,2	,,

Korrelation zwischen Augen und Antennen.

Es besteht, worauf Forel (1910) besonders aufmerksam macht, eine Korrelation zwischen den Komplexaugen und den Antennen als Sinnes-(Geruchs-)Organen, ganz ähnlich, wie bei den höheren Wirbeltieren zwischen Seh- und Riechorgan. „Insekten, die sehr große Augen haben und ausgesprochene Lufttiere sind (*Libellula, Tabanus, Bombylius* usw.), haben meist sehr schwach entwickelte Fühler und sind in der Dunkelheit total unbeholfen. Sie trauen sich dann kaum zu gehen. Ähnlich geht es den Tagschmetterlingen. Bei anderen Insekten dagegen, wie bei den Ameisenarbeitern, spielen die Augen eine untergeordnete Rolle; es sind dies Antennentiere; daher arbeiten dieselben bei tiefster Nacht und unterirdisch so gut wie am Tage."

Die Beziehungen zwischen Augen und Antennen mögen außer den angeführten Beispielen noch folgende illustrieren: Die Ephemeriden haben als Imagines sehr kleine Antennen und mächtig entwickelte Augen; während aber die Augen im Laufe der metembryonalen Entwicklung erst nach und nach ihre definitive Größe erreichen, werden die langen Larvenantennen erst bei der Imago auffallend kurz. — Bei den Dipteren finden wir allgemein entweder große wohlentwickelte Augen und kleine Antennen (Brachycera und Cyclorhapha) oder lange Antennen und relativ kleine Augen (Nematocera). Besonders interessant sind nach dieser Richtung hin die parasitären Pupiparen. Ihre Augen nehmen an Größe in demselben Maße ab, in welchem das Tier an den Wirt gebunden erscheint, und umgekehrt nehmen die Antennen an Länge und Reichtum der Beborstung in demselben Grade zu, in welchem die Augen zurückgehen (Massonat 1909). — Unter den Rhynchoten haben die Singcicaden große, stark gewölbte Augen und kurze Antennen, *Notonecta* und *Corixa* sehr kurze Fühler (Cryptocerata) und viel größere Augen als die oft sehr kleinäugigen, aber dafür langfühlerigen Gymnocerata. — Die Augen der mit enorm langen Antennen ausgestatteten Locustiden sind auffallend klein, kleiner als bei den Acridiiden, deren Antennen kürzer sind. Die Phasmiden besitzen lange Fühler und sehr kleine Augen, die Mantiden große Augen und namentlich im weiblichen Geschlechte kurze dünne Antennen. Auch ein Vergleich der Lepidopterenfamilien mit Rücksicht auf die relative Ausbildung ihrer Augen und Antennen läßt das in Rede stehende Verhältnis erkennen. Natür-

lich soll hiermit nicht gesagt sein, daß nicht auch Antennen und Augen bei demselben Tier gleich wohl entwickelt sein können. Im allgemeinen aber zieht die excessive Entwicklung des einen dieser beiden Organe eine schwächere Ausbildung des anderen nach sich. Aus der Länge der Antennen läßt sich indessen nicht ohne weiteres ihre Leistung beurteilen, welche ja wesentlich von der Ausstattung mit Sinnesapparaten abhängt. (Siehe diese!)

Bau des Complexauges bei einzelnen Ordnungen.

Apterygogenea. Während man früher die Augen der Collembolen und Thysanuren als Stemmata ansah und den Stirnaugen der pterygoten Insekten gleichsetzte, um nur *Machilis* echte Komplexaugen zuzuerkennen, lehrten die Untersuchungen von Carrière (1885) und Fernald (1890) an *Lepisma* und von Willem (1897) an einer größeren Anzahl von Poduren, daß deren Augen nach demselben Grundplan gebaut sind, wie die Komplexaugen der Pterygoten.

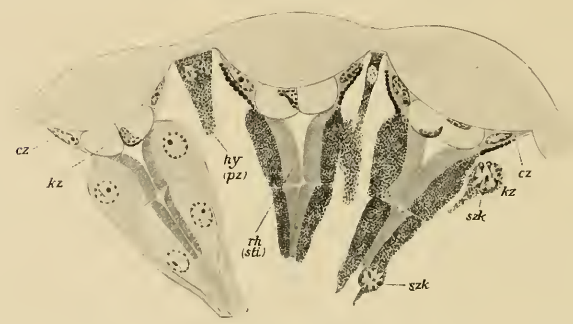


Fig. 135.
Drei Ommata von *Lepisma saccharinum* L.; das linke ohne Pigment und schematisch. Vergr. 750 : 1. (Hesse 1901.)
cz corneagene Zelle. *kz* Kristallkegelzelle. *hy* Epiderm (*pz* Pigmentzelle). *rh* Rhabdomer (*sti* Stiftchensaum). *szk* Kern einer Sehzelle.

Bei *Lepisma saccharinum* L. stehen die Augen (Fig. 135) jederseits am Kopfe als Komplex von zwölf Einzelaugen, die nur durch wenige zwischen ihnen gelegene, pigmentierte Epidermzellen voneinander gesondert sind. Die ganze Cuticula im Bereiche dieser Augen ist konvex, und da die Einzelaugen senkrecht zu ihr stehen, konvergieren sie wie die Ommata der Komplexaugen nach innen. Jedes Einzelauge hat eine bikonvexe Cornealinse mit deutlicher Schichtung. Nach innen von ihr liegen vier um die Augenachse gruppierte, dicht zusammenschließende Zellen mit durchsichtigem Körper, welche den Kristallzellen der höheren Insekten homolog sind; da sie nach Hesse (1901) keinen Kristallkegel bilden, ist das Auge acon. Seitlich von diesen Zellen finden sich ebenfalls der inneren Corneafläche anliegend, zwei sich nur wenig zwischen Linse und Kristallzellen einschiebende Corneagenzellen. Diese und die Kristallzellen scheinen gemeinsam die Cornealinse ausgebildet zu haben. — Hesse findet im Gegensatz zu

Carrière und Fernald zwei Lagen von Retinulazellen, welche, die eine mehr proximal, die andere mehr distal, um dieselbe Achse gruppiert sind. Der distale Zellkranz besteht aus vier Zellen, deren pigmentierte Körper einen im Querschnitt vierzipfeligen, vom Rhabdom eingenommenen Raum umschließen; den proximalen Zellkranz bilden dagegen nur drei Zellen, deren Rhabdom einen nahezu dreieckigen Querschnitt zeigt. Die Rhabdomere sind Stiftchensäume. Auf die Bedeutung dieses Auges weist Hesse mit folgenden Worten hin: „Die Augen von *Lepisma* sind deshalb hochwichtig, weil sie sich bei einer Tierform finden, die zu der jetzt allgemein als niedrigst-organisiert anerkannten Insektenordnung gehört. Von diesem Gesichtspunkt interessiert uns ihre Übereinstimmung mit den Augen der Raupen und Phryganeidenlarven in der Zweischichtigkeit der Retinula und dann die Zahl der Zellen, welche die Retinula zusammensetzen: sie ist insgesamt so groß wie in den meisten Komplexaugen höherer Insekten und zugleich wie im Auge der Raupen und Phryganeidenlarven, nur daß bei diesen im distalen Kranz drei, im proximalen vier Zellen stehen, bei *Lepisma* dagegen umgekehrt."

Die Augen der Poduren gleichen fast denen von *Machilis* und *Lepisma* in ihrem Aufbau; jedes Einzelauge ist ein Ommatidium vom euconen Typus (Willem 1897). Die unverdickte Cuticula ist über dem Auge vorgewölbt; unter ihr liegen zwei flache großkernige corneagene Zellen. Der Kristallkegel ist bei *Orchesella* sphärisch und besteht bei *Podura* aus vier Segmenten (Willem, Hesse). Die Retinula baut sich aus vier distalen und drei proximalen Zellen auf, deren jede an ihrer achsialen Seite ein Rhabdomer trägt (Hesse).

Das Komplexauge von *Machilis* ist nach dem euconen Typus gebaut; seine Retinulae sind siebenteilig, das Rhabdom besteht aus sieben Rhabdomeren. Besondere Pigmentzellen fehlen zwischen den Retinulae.

Orthoptera. Bei *Periplaneta orientalis* L. ist insofern ein interessantes Verhalten zu konstatieren, als von den sieben Kernen der Retinula nur vier an deren distalem Ende etwa in Höhe des proximalen Endes des Kristallkegels liegen, die übrigen drei dagegen in halber Höhe der Retinula. Dementsprechend erkennt man auch im distalen Abschnitte nur vier Sehzellen; „weiter proximal sieht man dann einige Zellkörper sich einschieben, und in der Höhe der drei proximalen Kerne, welche nicht selten auf dem gleichen Querschnitt getroffen sind, kann man an günstigen Schnitten die Grenzen von sieben Retinulazellen unterscheiden; an solchen Querschnitten erkennt man aber auch, daß hier die drei mit Kernen versehenen Zellen den Hauptanteil an der Bildung des Rhabdoms nehmen, während dieses distal nur von den vier Rhabdomeren der dort liegenden Zellen gebildet wird. — Es ist also in dem Querschnitt von *Periplaneta* noch eine Andeutung von Zweischichtigkeit der Retinula vorhanden, wie wir sie bei den Poduren und *Lepisma* finden" (Hesse 1901).

Bei *Myrmecophila* (Gryllidae) sind die Fazettenaugen im Zusammenhange mit der hypogaeen Lebensweise rudimentär geworden. Die Anzahl der verkürzten Ommata ist verringert, die Ommata sind aufgelockert, ihre Corneafazetten weit auseinander gerückt und die Zwischenräume mit Borsten besetzt. Die den Orthopteren sonst eigenen Kristallkegel sind völlig verschwunden, an ihrer Stelle liegt eine homogene, von grobkörnigem Pigment durchsetzte Masse ohne Zellgrenzen, mit eingestreuten Kernen. Die Rhabdome mit ihren sieben Rhabdomeren, der Nerv und

das Ganglion opticum sind wohl erhalten, und man kann annehmen, daß die Tiere Lichtreizen noch zugänglich sind (Schimmer 1909).

Odonata. Nach Vigier (1904) besitzen die Odonaten, welche zu den Insekten mit höchst entwickeltem Sehvermögen gehören, einen Accommodationsapparat, welcher aus zwei Teilen besteht: einem elastischen und ausdehnungsfähigen und einem kontraktilen. Den ersteren setzen Tracheen mit äußerst feiner Spiralfalte zusammen, welche durch die Basalmembran des Auges mit den Nerven zusammen in dieses eintreten und, die Zwischenräume zwischen den Ommatidien einnehmend, bis zu den Kristallkegeln reichen. Diese Tracheen sind von Myofibrillenbündeln eingehüllt, welche bis zur Mitte des Auges herabsteigen und sich andererseits an die innere Schicht der Cornea ansetzen. Sie erscheinen quergestreift und gruppieren sich um die Kristallkegel. Durch ihre Kontraktion bewirken diese Myofibrillen, indem sie die Biegung der Augenoberfläche verringern, eine Verkürzung des distalen Ommatidiumendes, namentlich der Kristallkegel. Die Tracheen wirken durch ihre Elastizität und die in ihnen enthaltene komprimierte Luft im entgegengesetzten Sinne und verursachen durch seitlichen Druck ein Schlankerwerden der Kristallkegel. Das Gegenspiel der Myofibrillen und Tracheen stellt also die Ommatidien auf nähere und weitere Entfernungen ein. Das Vorhandensein dieses merkwürdigen Accommodationsapparates würde sich aus der räuberischen Lebensweise der schnell und geschickt fliegenden und ihre Beute im Fluge erhaschenden Odonaten als sehr zweckmäßige Einrichtung erklären.

Ephemerida. Die auch anderswo beobachtete ungleichmäßige Ausbildung des Komplexauges geht bei den Ephemeridenmännchen pr. p. bis zur Teilung in zwei differente Augenabschnitte, welche schon Réaumur (1738) und Degeer (1779) bei *Cloë* erkannten. Erst in neuerer Zeit gab Zimmer (1898) eine genaue Darstellung dieser interessanten Verhältnisse, aus der wir hier die wichtigsten Daten entnehmen.

Da das Ephemeridenauge einen wohlentwickelten Kristallkegel besitzt, gehört es dem Grenacherschen Typus des euconen Auges an. An der bikonvexen Cornea findet man einen stark lichtbrechenden äußeren und einen schwächer lichtbrechenden inneren Teil, die zusammen gleichsam ein achromatisches System bilden. Die Semperschen Kerne liegen kappenförmig über dem Kristallkegel, der die Form eines Konus mit abgerundeter Basis und Spitze besitzt. Die Retinulae sind siebenzellig, doch macht sich die Neigung zum Verschwinden einer ihrer Zellen geltend (*Ephemera vulgata* L., *E. danica* Müll., *Palingenia virgo* Ol.). Die Hauptpigmentzellen umgeben in der Zweizahl das innere Ende des Kristallkegels und den äußeren Teil der Retinula; die spindelförmigen Nebenpigmentzellen sind meist in großer Anzahl vorhanden und umgeben den oberen Teil des Ommatidiums in einem weiten Kreise. Hauptpigmentzellen und Retinulazellen führen schwarzes, braun- oder blauschwarzes, die Nebenpigmentzellen dagegen rotgelbes oder rotbraunes Pigment. Auch im Ganglion opticum liegen oft Pigmentmassen. Es gibt jedoch Abweichungen von diesem Normaltypus, die hier im einzelnen keine Berücksichtigung finden können.

Bei den Gattungen *Cloëon* und *Potamanthus* sind die Augen der Weibchen nach dem Normaltypus gebaut, zeigen aber bei den Männchen außerdem noch jene auffallenden „Stirnaugen" (Turbanaugen), welche von den normal gebliebenen Augenteilen durchaus abweichend gebaut sind (Fig. 136). Ihre Cornea ist bei *Cloëon* nach innen auffallend stark

gewölbt, die stärker und schwächer lichtbrechenden Schichten sind deutlich voneinander abgesetzt (Fig. 137). Nach innen von jeder Corneafazette liegen die beiden Kerne ihrer Matrixzellen. Die Kristallkegel zeigen wesentlich den typischen Bau, sind aber am Außenrande des Auges klein und rückgebildet, während die zugehörige Retinula noch

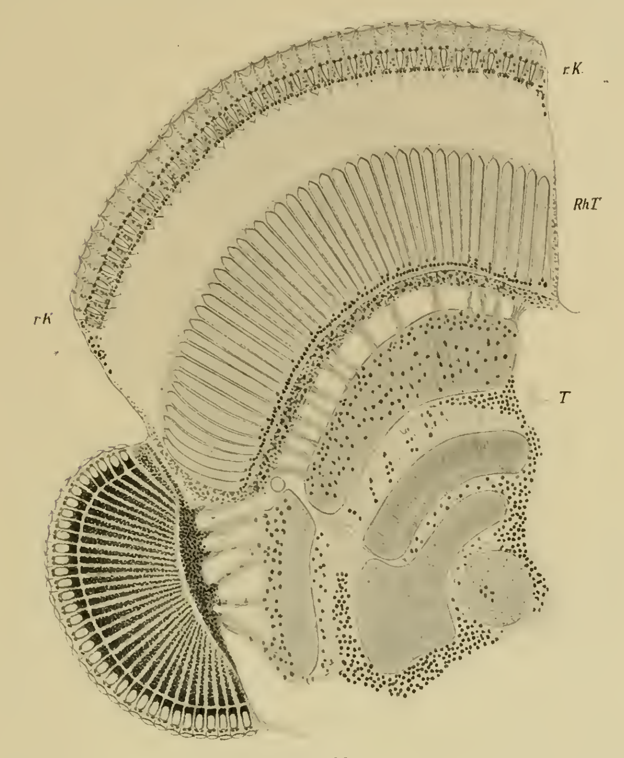


Fig. 136.
Schnitt durch das Seiten- und Stirnauge von *Cloë fuscata L.* ♂. Vergr. 186 : 1. (Zimmer 1898.)

rK rudimentäre Kegel. * Kernteile der Retinulae, zu denen keine Kristallkegel mehr ausgebildet sind. *T* Trachee. *RhT* Rhabdomteil der Retinulae.

wohl ausgebildet erscheint; für die äußersten Retinulae kommen überhaupt keine Kristallkegel mehr zur Entwicklung. Die Retinula (Fig. 136) hat nun insofern eine eigenartige Umbildung erfahren, als sie sich in zwei Teile gesondert hat, welche durch einen lichtbrechenden Faden mit einander verbunden sind. Der äußere (Kern-)Teil ist becherförmig und nimmt das innere Ende des Kristallkegels in sich auf; er enthält die sieben Kerne der Komponenten der Retinula. Der innere

(Rhabdom-)Teil enthält allein das Rhabdom, außerdem aber noch andere Differenzierungen, die von Zimmer sogenannten sieben Nebenstäbchen, welche am Rande der Retinula an der Berührungsstelle je zweier Zellen als stark lichtbrechende Körperchen gebildet werden. Der weite Zwischenraum zwischen „Kernteil" und „Rhabdomteil" wird von einer homogenen Flüssigkeit angefüllt, durch welche die Verbindungsfäden hindurchtreten. Hauptpigmentzellen fehlen; die Nebenpigmentzellen sind in ihrem äußeren Teile (oberhalb des Kristallkegels) kolbenförmig verdickt; ihr unterer fadenförmiger Teil zeigt nur noch da, wo der Kern liegt, eine Anschwellung. Den Retinulazellen fehlt das Pigment fast ganz. Die Retinula ist von Tracheen umgeben, welche nach der Cornea zu blasenförmig enden und den Rhabdomteil wenig überragen. Das Ganglion opticum zeigt eine Teilung bis zum inneren Marklager.

Auch bei *Potamanthus* Pict. ist der Bau beider Augenpaare bei dem Männchen erheblich, wenn auch nicht in dem Grade verschieden, wie bei *Cloëon*.

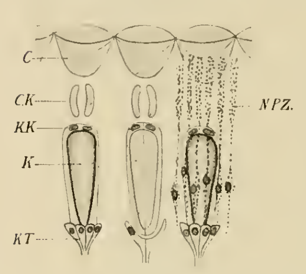


Fig. 137.

Obere Partie der Fazettenglieder des „Stirnauges" von *Cloë fuscata L.* Rechts ein Kristallkegel mit den Nebenpigmentzellen, links ein solcher ohne diese, in der Mitte ein Längsschnitt. — Vergr. 530 : 1. (Zimmer 1898.)

C Cornea. *CK* Corneakern. *KK* Kristallkegelkern. *K* Kristallkegel. *KT* Kernteil der Retinulae. *NPZ* Nebenpigmentzellen.

Palingenia virgo Ol. hat vom Normaltypus vollkommen abweichende Augen. Die Cornea ist nach außen convex, nach innen concav. Die unmittelbar unter ihr gelegenen Kristallzellen scheiden keinen wohlgebildeten Kristallkegel, sondern nach innen eine mehr oder minder scharf abgesetzte Differenzierung aus in Form eines biconcaven Zylinders, in dessen äußerer Höhlung die Kristallzellen liegen, während die innere die Retinula umgreift. Eine der Retinulazellen bleibt sehr kurz, die übrigen sechs bilden ein auffallend dickes, stark lichtbrechendes Rhabdom aus. Hauptpigmentzellen scheinen zu fehlen. — Dies Auge „bildet also gleichsam eine Zwischenstufe zu dem pseudoconen und aconen Auge hin, bei denen sich ja auch stets umfangreiche Ausscheidungen der Retinulazellen finden" (gemeint ist das Rhabdom). Übrigens haben aber auch die Augen von *Caenis lactea* Hoffm. auffallend stark ausgebildete Rhabdome, ohne daß die Kristallkegel eine Rückbildung erfahren haben.

Wenn auch die Teilung der Augen bei den Männchen nur verhältnismäßig wenigen Ephemeriden eigen ist, so findet man doch durchgehend das männliche Auge größer als das weibliche im Zusammenhange mit der Art und Weise, in welcher das Männchen das andere Geschlecht aufsucht. Wo eine Teilung der Augen durchgeführt ist, sind auch die Leistungen beider Sehorgane verschieden. Das „Stirnauge" hat ein Superpositionsbild, das Seitenauge dagegen ein Appositionsbild. Die „Stirnaugen" der Männchen eignen sich besonders zum Sehen in schwachem Lichte, doch hat das Stirnauge noch weiterhin seine physiologische Eigentümlichkeit. Wie wir sahen, ist nur der unterste Teil der Retinula mit Pigment ausgestattet. — „Die Strahlen, die nicht vom Rhabdom gefangen werden und die bei stark pigmentierten Augen

eine Absorption durch das Retinapigment erfahren, werden hier noch eine ganze Reihe der benachbarten Fazettenglieder in Erregung setzen. Dadurch entstehen Zerstreuungskreise, die zwar die Schärfe des gesehenen Bildes beeinträchtigen, die aber andererseits, wie Exner (1891) nachweist, das Sehen von Bewegungen begünstigen. Unterstützt wird diese Fähigkeit ebenso wie die des Sehens in der Dunkelheit wohl noch durch die ‚Nebenstäbchen', durch welche die perzipierenden Elemente ganz bedeutend vermehrt werden. So finden wir denn beim Männchen von *Cloë* Burm. accessorische Augen, die ihm das Sehen in der Dunkelheit ermöglichen und in hohem Grade für das Erkennen von Bewegungen eingerichtet sind" (Zimmer).

Die übrigen Ephemeriden, bei welchen keine Teilung des Auges stattgefunden hat, besitzen dennoch im männlichen Geschlechte einen Bau der Sehorgane, welcher die Entstehung von Zerstreuungskreisen begünstigt, daher sie zum Erkennen von Bewegungen besser eingerichtet sind als bei den Weibchen.

Rhynchota. Bei *Aphis ribis* L. konstatierte Kaltenbach (und Flögel bestätigt ihn) zwei Fazettenaugen mit je ca. 130 Einzelaugen; hinter jedem Komplexauge drei „Höckeraugen" und ferner drei Punktaugen (Ocellen). „Das Konvolut der drei Höckeraugen grenzt direkt an die Fazettenaugen hinten an, hat aber seine eigene Umrahmung. Die Einzelaugen zeigen Sempersche Kerne und Rhabdome wie die anderen Fazetten mit dem gleichen Pigment" (Flögel 1904-05). Die ungeflügelten Generationen von *Pemphigus* haben nach Witlaczil zeitlebens nur diese Augen, und der genannte Autor meint das Fehlen der Komplexaugen auf die gallicole Lebensweise zurückführen zu müssen. Flögel aber weist darauf hin, daß man auch die Höckeraugen als die primitiveren, die Fazettenaugen als die später erworbenen Sehorgane auffassen könne, und daß das „Dreiauge" (= Höckerauge) nichts anderes als das ursprüngliche „Larvenauge" sei.

Coleopteren. Die Augen der Käfer wurden neuerdings von Kirchhoffer (1908) an einer großen Anzahl von Arten aus verschiedenen Familien sehr eingehend und sorgfältig untersucht. Leider muß ich es mir versagen, seiner Darstellung an dieser Stelle ausführlich zu folgen, und mich auf die Wiedergabe der Hauptresultate beschränken, die der Autor wie folgt zusammenfaßt:

„Die Augen der Staphylinides, Histerides, Silphides, Malacodermata, Clerides, Byrrhides, Elaterides und Dermestides, die nach alter Systematik zu den pentameren Käfern gezählt werden, haben keine Kristallkegel. Die Ansicht, daß die pentameren Käfer eucone Augen besitzen, läßt sich daher nicht mehr in dieser Allgemeinheit aufrecht erhalten. Der mit der Cornea verwachsene, scheinbare Kristallkegel in den Augen der Malacodermata, Elaterides, Dermestides und Byrrhides ist lediglich ein Teil der Cornea" (Fig. 138). „Die Silphides (Fig. 139), Staphylinides und Histerides haben acone Augen, in deren Semperschen Zellen das Plasma verschiedene Zusammensetzung zeigt. Bei den Clerides liegen die Semperschen Kerne am proximalen Ende der gleichnamigen Zellen, Die Semperschen Kerne in den Augen der Staphylinides und Histerides haben eine ungewöhnliche Größe und Länge und füllen das Lumen der Zellen oft nahezu aus."

Eucone Augen sind bei den Scarabaeiden, Dytisciden, Carabiden und Cicindeliden entwickelt (Fig. 140).

„Die Retinula besteht aus acht Sehzellen; von den dazugehörigen Kernen liegen sieben im distalen Teil der Retinula, während der achte in die Tiefe gesunken ist. Bei den Silphides, Staphylinides, Histerides und bei *Hoplia* konnte die Anzahl der Kerne ihrer zerstreuten Lage

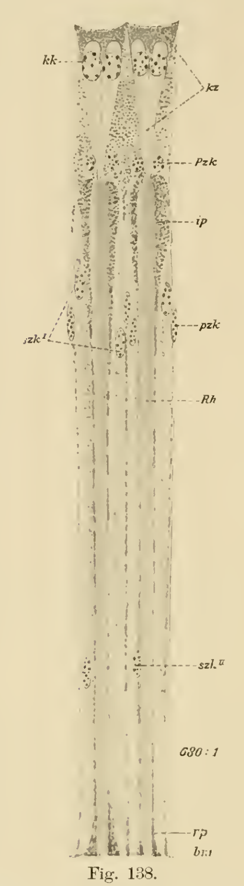


Fig. 138.

Medianschnitt durch zwei Ommata des Complexauges von *Necrophorus humator* F. ohne Cornea, entpigmentiert. Das Pigment ist nach einem anderen Präparate eingezeichnet. (Kirchhoffer 1908.)

kk Kern einer Semperschen Zelle. *kz* Sempersche (Kristall-)Zelle. *Pzk* Kern einer Hauptpigmentzelle. *ip* Irispigment. *szk I* Kern der Sehzelle. *Rh* Rhabdom. *szk II* Kern einer proximal gelegenen Sehzelle. *rp* Retinapigment. *bm* Basalmembran.

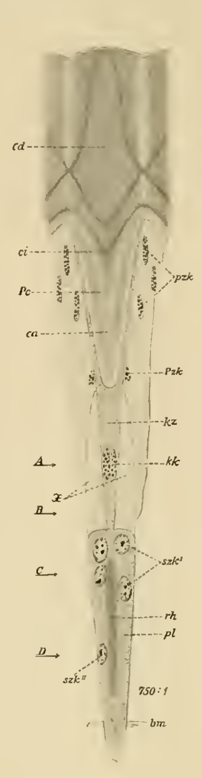


Fig. 139.

Medianschnitt (entpigmentiert) durch ein Omma des Complexauges von *Elater sanguineus* L., stark vergr. (Kirchhoffer 1908.)

Cd distaler Teil der Cornea. *ci* innere Schicht der Cornea. *Pc* Processus corneae. *ca* äußere Schicht der Cornea. *x* lichtbrechende Substanz des Kernhefes der Semperschen Kerne. *szk II* Kern einer proximal gelegenen Sehzelle. *bm* Basalmembran. *pl* Plasma der Sehzellen. *rh* Rhabdomer. *szk I* Kern der Sehzelle. *kk* Kern einer Semperschen Zelle. *kz* Sempersche Zelle (Kristallzelle). *Pzk* Kern einer Hauptpigmentzelle. — (*A*, *B*, *C*, *D* bezeichnen in der Originalfigur die Lage von hier nicht wiedergegebenen Querschnitten. Die Vergrößerungsangabe ist falsch, da die Figur bei der Reproduktion etwas verkleinert werden ist.)

halber nicht festgestellt werden. Bei den Clerides liegen sämtliche Kerne proximal von den Rhabdomeren, und zwar zwei tiefer als die übrigen."

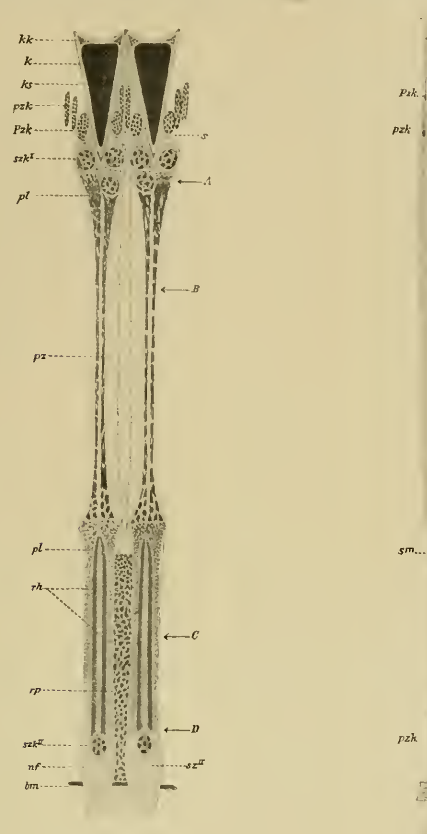


Fig. 140.

Medianschnitt durch zwei Ommata von *Trichius fasciatus* L., ohne Cornea, entpigmentiert. Das Retinapigment ist nach einem anderen Präparate eingezeichnet. Vergr. ca. 600 : 1. (Kirchhoffer 1908.)

Die Bezeichnungen *A* – *D* beziehen sich auf hier nicht wiedergegebene Querschnitte der Originalarbeit. — *kk* Kern einer Semperscben Zelle. *k* Kristallkegel. *ks* Kristallkegelscheide. *pzk* Kern einer Nebenpigmentzelle. *szk I* Kern der Sehzelle. *pl* Plasma der Sehzellen. *pz* Nebenpigmentzelle. *rh* Rhabdomer. *rp* Retinapigment. *szk II* Kern einer proximal gelegenen Sehzelle. *nf* Nervenfaser. *bm* Basalmembran. *sz II* proximal gelegene Sehzelle.

Fig. 141.

Medianschnitt durch drei Ommata des Complexauges von *Macroglossa stellatarum* L., kombiniert. Linke Hälfte ohne Pigment, Tracheentapetum nicht eingezeichnet. Vergr. ca. 225. (Hesse 1901.)

Die Bezeichnungen *A*—*F* beziehen sich auf hier nicht wiedergegebene Querschnitte. *kk* Kern einer Kristallkegelzelle (sog. Semperscher Kern). *Pzk* Hauptpigmentzellenkern. *pzk* Kern einer Pigmentzelle. *r'* distaler fadenförmiger Abschnitt der Retinula. *pz* Pigmentzelle. *szk* Kerne der Sehzellen. *sm* Schaltmembran. *Rh* Rhabdom. *gm* Grenzmembran.

„Nicht sämtliche sieben Sehzellen beteiligen sich an der Bildung des Rhabdoms, indem in einigen Fällen eine Zelle ausscheidet, so daß es nur von sechs Zellen gebildet wird. Die Zelle, welche den in die Tiefe gesunkenen Kern enthält, ist bei *Scarabaeus variolosus* F., *Trichius fasciatus* L., *Cetonia aurata* L., *Melolontha vulgaris* Fabr., den Cicindelides, Dytiscides und bei *Cyrinus mergus* Ahr. als basale Zelle zu erkennen, die ein basales Rhabdom, das Basalorgan, bildet.— Eine Zusammensetzung der Stiftchensäume aus Stiftchen war direkt nicht zu erkennen, da sie stets mit einander verschmolzen waren; ihre Anwesenheit konnte nur aus dem Vorkommen einer Schaltzone und Ausstrahlungen der Stiftchensäume in dieselbe gefolgert werden."

Es ist bekannt, daß im Dunklen lebende Käferarten (Larven und Imagines) der Augen entbehren können. Vielfach erhalten sich aber Rudimente, welche zur Lichtperzeption noch fähig erscheinen. Ein interessantes Objekt in dieser Hinsicht ist der zu den Pselaphidae gerechnete *Machaerites mariae* Jacq. du Val., ein Höhlenbewohner, der im Larven- und Imago-Zustand entweder mit Augen versehen oder blind ist, je nachdem er in geringer oder größerer Entfernung vom Grotteneingang lebt. (Xambeu 1906.)

Lepidoptera. Die Retinulae einer Anzahl von Hesse untersuchter Nachtfalter (*Sphinx ligustri* L., *Deilephila euphorbiae* L., *Macroglossa stellatarum* L., *Plusia gamma* L.) unterscheiden sich von denen anderer Insekten dadurch, daß sich zwischen die Cuticula und die Grenzmembran des Auges eine Schaltmembran (Fig. 141 *sm*) einschiebt, die sich nahe dem distalen Ende der Rhabdome, parallel der Grenzmembran quer durch das Auge zieht. Hesse nimmt an, daß diese Schaltmembran der ursprünglichen Basalmembran der epithelialen Augenanlage entspreche, und daß die Sehzellen mit ihren proximalen Enden über die ursprüngliche basale Grenze des Epithels hinausgewachsen seien. Die feinen Tracheenästchen des hier entwickelten Tapetums liegen sämtlich proximal von der Schaltmembran, dringen also, wenn sie wirklich die Basalmembran ist, nicht in das Epithel ein.

Diptera. Es ist bemerkenswert, daß auch bei den Dipteren, ähnlich wie bei den Ephemeriden, Doppelaugen entwickelt sein können. Nach Dietrich (1907) zeigen fast alle unsere einheimischen Raubfliegen eine mehr oder weniger deutlich ausgeprägte Zweiteilung des Auges in beiden Geschlechtern (Empidae, Leptidae, Therevidae, Asilidae). Die Doppelaugen sind durch folgende Merkmale gekennzeichnet:

1. Vielfach zeigen die äußeren Konturen des Gesamtauges an der Berührungsstelle der Teilaugen eine deutliche Einschnürung meist in Höhe der Antennenwurzel. — 2. Beide Augenteile unterscheiden sich meist sehr auffällig durch verschiedene Pigmentierung, da in dem differenten Hauptauge das Pigment fast bis zum völligen Verschwinden aufgehellt ist. — 3. Die Fazetten des Hauptauges sind größer. — 4. Vielfach verlaufen die Fazettenreihen nicht gleichsinnig über das Gesamtauge; an der Grenze der Teilaugen setzen sich die Reihen der oberen Fazetten nicht direkt in die der unteren Augenhälfte fort, sondern es beginnt dort eine neue, anders gerichtete Anordnung der Fazettenglieder. — 5. Der anatomische Befund erweist zwei deutlich verschiedene Augen in Beziehung auf Bau und Dimensionen der Ommatidien. Das abweichend gebaute Auge hat lange, das Normalauge kurze Ommata.

Selbst im äußeren Opticusganglion tritt hier und da eine Duplizität zutage. — Der größere Augenteil mit den größeren Fazetten, längeren

Ommatidien und hellerer Pigmentierung liegt in der Regel nach oben zu (Fig. 142), bei *Tachydromia* und *Hilaria* jedoch nach unten. Wo Ge-

Fig. 142.
Frontalschnitt (schräg) durch den Kopf von *Simulium* ♂. Vergr. (Dietrich 1909.)
Goe äußeres Opticusganglion.

schlechtsunterschiede im Bau der Augen bestehen, ist stets das dominierende Auge bei den Weibchen geringer ausgebildet. Bei den Asiliden nimmt der großfazettierte Augenteil die Mitte der nach vorn gerichteten Augenebene ein (Fig. 144). — Ferner treten Doppelaugen bei den Männchen von Stratiomyiden, Tabaniden (Rádl, Dietrich), Scenopiniden, Simuliiden, Bibioniden (Carrière, Zimmer, Dietrich) auf, deren Weibchen nur einfache Komplexaugen besitzen, welche dem „Ventralauge" (Miltz 1899) der Männchen entsprechen.



Fig. 143.
Kopf des Männchens von *Simulium spec.* Vergrößert. (Dietrich 1909.)

Von Rádl (1906) und Zavřel (1907) wurde bei Larven und Puppen von Culiciden, Chironomiden, Dixiden und Simuliiden eine doppelte bis dreifache Augenanlage festgestellt. Es zeigt sich nun, daß auch bei den Imagines (Dietrich 1907) noch diese mehrfache Augenanlage zutage tritt, indem jederseits ventral von den fertigen Augen oder Doppelaugen eine rudimentäre Augenanlage liegt. Die mehrfachen Anlagen stehen nach Dietrich (1909) in keiner ursächlichen Beziehung zum Phänomen der Doppelaugen. —

„In allen Fällen, wo Doppelaugen vorhanden sind, tritt eine Beziehung zur Lebensweise mit Evidenz zutage. Da das differenzierte Auge ein gut detailliertes Bewegungssehen ermöglicht, ist es von ausschlaggebender Bedeutung in Hinsicht auf das Prinzip der Selbsterhaltung für beide Geschlechter räuberischer Empiden und das der Arterhaltung für die Männchen der übrigen doppeläugigen Formen. Auch kann die Kombination beider Prinzipien im Bau des Auges ihren Ausdruck finden, sofern die Männchen einzelner Raubfliegen (*Empis borealis* L.) eine weitergehende Differenzierung desselben aufweisen als ihre Weibchen. Die Gestaltung des Auges den biologischen Prinzipien gemäß findet meist statt in Rücksicht auf die gegebenen morphologischen Grundlagen (ursprüngliche Duplizität des einheitlichen Auges); bei den Asiliden (Fig. 144) jedoch erfolgt sie völlig unabhängig davon, indem Teile beider Augenhälften an dem differenzierten Augenmittelfeld partizipieren" (Dietrich 1909).



Fig. 144.
Vorderansicht des Kopfes von *Laphria flava* Fabr. Das Augenmittelfeld ist gröber fazettiert. Vergrößert. (Dietrich 1909.)

In den Fazettenaugen der Dipteren fehlen die Corneagenzellen und sind durch die ihnen wahrscheinlich gleichwertigen Hauptpigmentzellen ersetzt. Der Pseudoconus erfährt von Dietrich (1909) eine andere Deutung, als von Grenacher (vgl. die allgemeinen Angaben über den Bau der Komplexaugen). Auch ist dieser Autor der Ansicht, daß der Pseudoconus nicht von den Kristallzellen, sondern von den Hauptpigmentzellen gebildet werde, als deren Produkt auch die Fazette erscheine. Erst später werden die Corneagenzellen zu Pigmentzellen. — Die

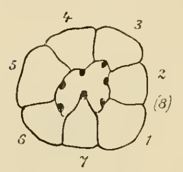


Fig. 145.
Eine Dipterenretinula im Querschnitt, schematisch. (Dietrich 1909.) Erklärung im Text.

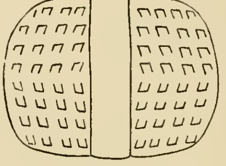


Fig. 146.
Schematischer Frontalschnitt durch einen Dipterenkopf zur Demonstration der Orientierung der Fazettenglieder in den beiden Complexaugen. (Dietrich 1909.)

Retinula zeigt eine eigenartige konstante asymmetrische Anordnung (Fig. 145). „Es zeigt sich, daß die Rhabdomere 1—3 stets in einer geraden Linie angeordnet und nach der Mediane des Körpers zu gelegen sind. 3—5 (Fig. 145) bilden ebenfalls eine Gerade, die in einem spitzen Winkel zur ersteren geneigt ist, während die Verbindungslinie von 5 und 6 der von 1—3 parallel läuft. Das siebente Rhabdomer schiebt sich zwischen 1 und 6 nach dem inneren Lumen zu vor. Diese asymmetrische Zu-

sammensetzung ist für alle Ommatidien eines Auges konstant, dagegen wechselt die Orientierung je nach dem Bezirke des Auges, in dem sie auftreten. — Das 7. Rhabdomer tritt in der dorsalen Augenhälfte von unten her zwischen die übrigen hinein, im ventralen Teil aber von oben her. Das Fazettenauge der Dipteren besteht demnach aus zwei spiegelbildlich gleichen Teilen." Dietrich 1909 (Fig. 146).

Bei *Braula coeca* Nitzsch., die somit ihren Speziesnamen mit Unrecht führt, sind einfache Seitenaugen entwickelt, welche hinter den Antennen liegen. Fazetten fehlen, doch handelt es sich möglicherweise um ein rudimentäres Komplexauge. Die übrigen Pupiparen (exkl. *Nycterebia*) besitzen Fazettenaugen, doch ist die Anzahl der Fazettenglieder gering (durchschnittlich etwa 30). Die Augen erfahren in demselben Maße eine Rückbildung, in welchem die Tiere ihr Flugvermögen einbüßen und an den Wirt gebunden sind (Massonat 1909).

4. Sinnesorgane zweifelhafter oder unbekannter Natur.

Halteren der Dipteren.

Die Schwinger der Dipteren erscheinen in ihrer Funktion bis zu einem gewissen Grade rätselhaft, weshalb wir sie in diesem Kapitel behandeln wollen.

Die Halteren sind aus den Imaginalscheiben des zweiten Flügelpaares hervorgegangen (Weismann) und somit umgebildete Hinterflügel. Sie liegen beiderseits am hinteren Ende des Thorax, frei oder von „Schüppchen" bedeckt, und bestehen aus dem „Köpfchen, dem Stiel und dem Fuß". Ihre Oberfläche ist mit zahlreichen kleinen Härchen bedeckt. Die Form der Schwinger wechselt innerhalb gewisser Grenzen

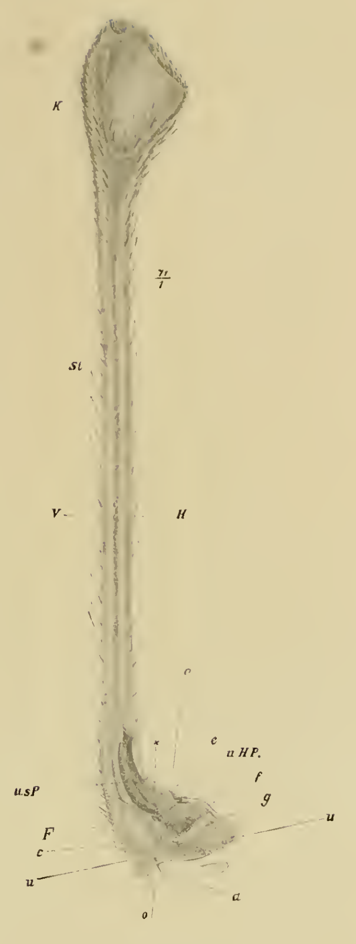


Fig. 147.

Linker Schwinger von *Tipula vernalis* Meig. von der Unterseite. Vergrößerungsangabe neben der Figur unzutreffend, weil diese bei der Reproduktion verkleinert wurde. (Weinland 1891.)

k Köpfchen des Schwingers. *St* Stiel. *V* Vorderrand, *H* Hinterrand des Schwingers. *usP* skapale Papillenplatte der Unterseite. *F* Fuß des Schwingers. *uHP* Hicksshe Papillengruppe der Unterseite. *a, c, e, f, g, o, u* Teile des Chitingerüstes.

(Fig. 147), sie sind bald gerade gestreckt (*Tipula*), bald gebogen (*Eristalis, Leptis* u. a.); auch ihre Größe ist verschieden (0,38 mm bei *Culex*; 2,5 mm bei *Tipula*) in Abhängigkeit von der Körpergröße der Tiere. Die Halteren sind sehr beweglich mit dem Metathorax verbunden, und ihre Schwingungen bewirken vier Muskeln. In ihren Hohlraum tritt ein starker Nerv und ein Tracheenstamm ein. Das Halterenepiderm bildet, entsprechend der Entstehung dieses Organs aus dem Flügel, eine Anzahl von Kanälen, welche den Adern gleichwertig sind. Am Anfange des Schwingers legt sich zwischen die beiden Äste des Halterennerven eine ziemlich dicke, vom Epiderm überzogene Chitinwand, und jeder der beiden Nervenäste wird nach vorn und nach hinten vollständig von einem mit Epiderm ausgekleideten Chitin umschlossen. Den komplizierten und nur an der Hand einer größeren Anzahl detaillierter Figuren verständlichen, feineren Bau hier darzulegen, fehlt es an Raum. Im Inneren der Kanäle und in der Endblase finden sich die Nervenendapparate und Blut.

Die Bewegung der Halteren geschieht in der Regel gleichzeitig mit der Flügelbewegung und ist dann außerordentlich schnell. Der Verlust beider Schwinger hat zur Folge, daß das Insekt nur noch langsam abwärts fliegen kann, oft auch direkt abwärts fällt (*Eristalis, Calliphora*) und nach einigen vergeblichen Flugversuchen meist nicht mehr zum Fliegen zu bewegen ist; bei der laufenden Bewegung werden die Beine stärker gestreckt und daher trägt das verletzte Tier den Leib dem Boden näher als das unverletzte; sonst ist das Benehmen (abgesehen vom Fluge) wie bei den intakten Individuen. Der Verlust der Köpfchen hat dieselben Folgen, wie der Verlust des ganzen Schwingers; nur wo der Stiel sehr lang ist (*Tipula*), bleibt ein Rest des Flugvermögens erhalten. Bei annähernd gleicher Länge der Schwingerreste erfolgt Spiralflug, bei ungleicher Länge Kreiselbewegung. *Calliphora* lebt, frisch der Puppe entschlüpft, nach Verlust der beiden Halteren noch bis 35 Tage; *Musca domestica* L. bis 44 Tage (in der Gefangenschaft bei guter Pflege) außer der vorher verbrachten Lebenszeit. — Verlust eines Schwingers hebt das Flugvermögen (*Musca, Calliphora, Eristalis*) nicht auf, wohl aber die Flugsicherheit; die Tiere fliegen schlecht, schwankend und vermögen keine schnellen Wendungen auszuführen. Festkleben und Festbinden der Schwinger führen zu demselben Resultat wie Amputation. Anhängen eines geringen Gewichtes an das Abdomen einer schwingerlosen *Calliphora* verbessert die Flugfähigkeit oder stellt sie fast vollständig wieder her. Zerquetschen des Endköpfchens ist ohne nachteilige Folgen. Aus allen diesen Experimenten geht mit Sicherheit hervor, daß wir es in den Halteren mit Organen zu tun haben, welche für das Flugvermögen der Dipteren eine hohe Bedeutung besitzen. Es erübrigt sich, hier die verschiedenen Deutungen wiederzugeben, welche sie vonseiten der vielen Autoren erfahren haben, für die sie Gegenstand des Studiums gewesen sind (vgl. Literaturverzeichnis). Für den Fall, daß die Halteren sich gleichzeitig mit den Flügeln bewegen, glaubt ihnen Weinland (1891), dem die mitgeteilten Daten entnommen sind, folgende Bedeutung für den Flug zuschreiben zu müssen: „Die gleichartige Bewegung der beiden Schwinger, gleichgültig ob die Geschwindigkeit der beiden Schwinger dieselbe ist oder nicht, bewirkt je nach der Art und Geschwindigkeit der Bewegung die Richtung, welche der Flug in der vertikalen Ebene nimmt. Ungleichartige Bewegung der beiden Schwinger, welche nur einen Sinn hat, wenn sie die Gleichgewichtslage der

Fliege nicht zu stören sucht, bewirkt die Wendung in der horizontalen Ebene und zwar immer nach der Seite, auf welcher die Verringerung des Zuges hervorgebracht wurde."

Das an der Hinterseite des Schwingers gelegene Chordotonalorgan faßt Weinland als einen Apparat auf, welcher die verschiedenen Zug- und Spannungsverhältnisse wahrzunehmen bestimmt sei. Loeb schreibt ihm eine Gleichgewichtsempfindung zu. Die in verschieden gerichteten Reihen geordneten, mehrere Platten bildenden Sinnespapillen der Halteren, welche sämtlich auf der Ober- und Unterseite am Grunde des Schwingers liegen, könnten möglicherweise während des schnellen Fluges Auskunft über die Unterschiede in der Bewegung (Geschwindigkeit und Richtung) geben, wären dann also Steuerungsvorrichtungen (Weinland 1891).

Bei den Pupiparen erfahren die Halteren eine um so stärkere Rückbildung, je mehr der Parasit auf den Wirt angewiesen ist und sein Flug-

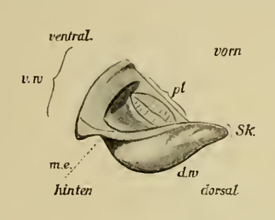


Fig. 148.

Abdominale Partie des linken Organs von *Pseudophia lunaris* Schiff. von vorn gesehen. Vergr. ca. 10:1. (Deegener 1908/09.)

vw ventraler Wulst. *me* medianer Eindruck zwischen den beiden hinteren Wülsten. *dw* dorsaler Wulst. *SK* Sinneskante. *pl* Plattform des dorsalen Wulstes mit Spiraculum.

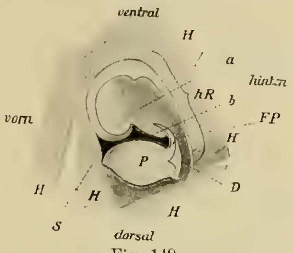


Fig. 149.

Rechtes Organ von *Plusia gamma* L., von der Seite gesehen. Vergr. 11:1. (Deegener 1908/09.)

H Haare. *S* in die Tiefe absteigender Schenkel des ventralen Teils der Umwallung. *D* weißlich erscheinendes Dreieck an der Basis der Platte (*P*). *FP* ventralwärts ausgezogene Basis der beweglichen Platte (*P*). *a*, *b* Teile des Höhlenbodens. *hR* hinterer Rand der äußeren Umwallung.

vermögen einbüßt. Bei *Melophagus* sind noch die Imaginalscheiben vorhanden, der Imago aber fehlen die Schwinger ebenso wie *Braula* (Massonat 1909).[1])

Abdominale Sinnesorgane der Noctuiden.

Die Noctuiden besitzen jederseits am 1. Abdominalsegment ein äußerlich kompliziert und bei den verschiedenen Gattungen nicht übereinstimmend gebautes Organ, welches bei *Pseudophia lunaris* Schiff. und *Plusia gamma* L. die in Fig. 148 und 149 dargestellte Form zeigt. Die Kante des dorsalen Wulstes ist bei *P. lunaris* Schiff. Trägerin der Sinneszellen, welche einerseits mit Sinneshaaren, in deren Basis sie zarte Fortsätze entsenden, andererseits durch nervöse Ausläufer mit bipolaren Ganglienzellen in Verbindung stehen. Die Sinneszellen stehen zum Teil einzeln, z. T. zu Gruppen vereinigt und besitzen dann einen gemeinsamen Nerven (Fig.

---

[1]) Nach dem Abschluß der Korrekturen erschien eine Arbeit von Pflugstaedt über die Halteren der Dipteren, die hier nur noch erwähnt werden kann (Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 100, H. 1. 1912).

150 und 151). In diesen Nervenstämmchen, welche mit Sinnesknospen in Verbindung treten, fehlen Ganglienzellen. Sie vereinigen sich in geringerer oder größerer Entfernung vom Sinnesepithel miteinander zu einem stärkeren Nervenstamm, dessen Verbleib nicht ermittelt wurde. Zu jeder Sinneszellengruppe (Knospe) gehören mehrere der in tiefen Bechern der Cuticula stehenden Sinneshaare. In den Sinneszellen sind feine Fibrillen nachweisbar, welche sich jedenfalls direkt in die Neurofibrillen fortsetzen.

Auf Grund des Baues des Organs und mit Rücksicht auf die experimentell sichergestellte Tatsache, daß die Noctuiden auf gewisse Geräusche sehr deutlich reagieren (Stobbe, noch nicht publiziert)[1], könnte zunächst vermutet werden, daß wir es mit einem schallperzipierenden Organ zu tun hätten. Die bisher nach dieser Richtung hin angestellten Versuche lassen es indessen als sehr zweifelhaft erscheinen, daß der in Rede stehende Apparat es sei, welcher die Eulen zur Lautperzeption befähigt (Deegener 1909).[2])

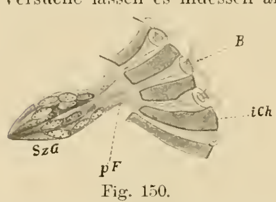


Fig. 150.
Sagittalschnitt durch einen Teil des Organs von *Pseudophia lunaris* Schiff.; eine Gruppe von Sinneszellen der Kante mit dem dazugehörigen Teil der Chitincuticula. Vergr. 340:1. (Deegener 1908/09.)

SzG Sinneszellengruppe. *pF* perzeptorische Fibrillen der Zelloberflächen. *iCh* interstitielles Chitin zwischen den Sinnesbechern. *B* Becher mit Schuppenhaarbasis.



Fig. 151.
Sagittalschnitt durch das Organ von *Pseudophia lunaris* Schiff. Bau der Cuticula wie in der vorigen Figur, hier nicht ausgeführt. Vergr. 340:1. (Deegener 1908/09.)

Blr Blutraum *Gz* bipolare Ganglienzelle. *N* Nerven. *Blz* Blutzellen. *TB* Tracheenblase. *KT* Kerne der Tracheenmatrix. *Tc* Tectocyten (Epiderm). *Ch* Chitincuticula. *Sz* Sinneszellen. *vK* vordere (Sinnes-) Kante.

Das Postantennalorgan der Collembolen.

In neuerer Zeit führte Becker (1909/10) an einer größeren Anzahl von Poduriden, Entomobryiden und Sminthuriden die Untersuchung des Postantennalorgans durch und kam zu folgenden Er-

[1]) Die inzwischen erschienene Arbeit von Stobbe (Sitzungsber. Ges. Nat. Frde., Berlin 1911) bringt weitere Daten über die fragliche Funktion und die Ausbildung des Organs bei verschiedenen Arten.

[2]) Für die Beurteilung des fraglichen Sinnesorgans ist nicht, wie auf Grund einer vorläufigen Untersuchung angenommen wurde, das Vorhandensein von Sinneshaaren am dorsalen Wulst (die vielfach fehlen) maßgebend, sondern ein mit einem Trommelfell in Verbindung stehender Sinneszellenstrang, Organe, die inzwischen von Eggers nachgewiesen worden sind. (Über das thoracale Tympanalorgan der Noctuiden. Sitzgsber. d. Naturf. Ges. bei der Universität Dorpat. XX, 3—4. 1911.) Demnach wäre das Organ der Noctuiden als ein tympanales anzusehen. Vgl. auch v. Kennel, Über Tympanalorgane im Abdomen der Spanner und Zünsler, Zool. Anzg. Bd. 39, No. 4. 1912). — Zusatz vor Abschluß der Correctur. —

gebnissen: Die Postantennalorgane aller Collembolen sind homologe Bildungen; ihre Sinneszellen liegen subepidermal, das Vorderende des Zellhaufens und die Außenbildungen vor den Seitenaugen, und werden vom Protocerebrum aus innerviert. Der nervöse Teil des Organs verhält sich in seiner Zusammensetzung und Lage konservativer als die äußeren Nebenbildungen. Bei den Sminthuriden liegen insofern keine primitiven Verhältnisse vor (gegen Willem), als die Sinneszellen hier stark in die Tiefe verlagert sind und in den meisten Fällen mit dem Epiderm nicht mehr in Berührung stehen. Auch bei *Tomocerus* und *Achorutes muscorum* Templ. liegen sekundäre Zustände vor, weil die Zellen ebenfalls fast sämtlich in die Tiefe gerückt sind. Alle diese Formen entbehren wie die „höheren" Entomobryiden im Gegensatze zu den übrigen Collembolen der Außenbildungen des Postantennalorgans, ein Verhalten, das nicht als primitiv gedeutet werden darf. — „Das Sinnesorgan der Urform bestand aus einem Höcker auf einem Postantennalfelde vor den Seitenaugen und aus wenigen (gegen fünf) subhypodermalen großen Sinneszellen von eigentümlichem inneren Bau, innerviert durch kurze, isoliert verlaufende, elementare Nervenfasern, die ihren Ursprung am protocerebralen Teile des Gehirns seitwärts von dem Seitenlappen des letzteren nehmen; die Sinneszellen lagen nicht unter den Außenbildungen, sondern nebenan."

Das Postantennalfeld tritt entweder in Form eines schwach eingesenkten, oft umfangreichen Dreiecks oder in Gestalt einer Rinne auf. Der Postantennalhöcker erscheint ebenfalls in zwei Hauptformen: er ist einfach oder mehrlappig. Bei *Schöttella sensibilis* Schött, bei welcher das Postantennalfeld durch eine Umwallung des Höckers repräsentiert wird, tritt der Postantennalhöcker in seiner einfachsten Form, nämlich als geringe, schwach konturierte Vorwölbung auf. Von dieser Stufe aus erfährt der Höcker eine Rück- oder Weiterbildung. Bei *Anurophorus* gibt sich an dem ovalen, schwach hervortretenden Höcker eine quere mittlere Einschnürung kaum zu erkennen; bei *Tetracanthella* ist der Höcker mehr in die Länge gezogen, noch mehr bei *Folsomia*, bei welcher die transversale Einschnürung schärfer hervortritt. Indem noch eine basale Einschnürung und ein Chitinring auftreten, kommt die Höckerform von *Isotoma viridis* Bourlet zustande, welche eine innere Scheidewand besitzt, die sich aus einem bei *Proisotoma* vorhandenen Chitinleistchen entwickelt haben dürfte. In demselben Maße, in welchem der Postantennalhöcker an Komplikation gewinnt, glättet sich die Postantennalrinne aus, um schließlich zu verschwinden.

Die bei *Anurophorus* isolierten Nervenfasern bilden bei *Isotoma*, *Calistella* und *Orchesella* einen gemeinsamen Nervenstrang, in dem aber jede Faser ihre Selbständigkeit bewahrt. Bei *Tomocerus* verlängert sich der Sinneszellenhaufen, kommt mit dem Sehlappen des Gehirns in Berührung, und die Nervenfasern verlaufen wieder isoliert. „Der Ursprung der Nervenfasern, der bei *Isotoma viridis* Bourlet und *Calistella* noch der typische ist, wird bei *Orchesella* und *Tomocerus* auf den Sehlappen verlagert. Die Richtung des Nervenfaserverlaufes und des Sinneszellenhaufens, bei *Anurophorus* quer, ändert sich bei *Isotoma*, *Calistella*, *Orchesella* und *Tomocerus* mehr und mehr in eine Längsrichtung; die Form des Sinneszellenhaufens wird allmählich eine schlankere, die Anzahl der Sinneszellen wächst und erreicht ihr Maximum bei *Tomocerus*." — Bei einer Vereinfachung der Außenbildungen nimmt die Anzahl der Sinneszellen, zu und umgekehrt.

Um ein Geschmacks- oder Geruchsorgan, wofür es von älteren Autoren gehalten wurde, handelt es sich nach Becker in dem Postantennalorgan nicht, ebensowenig um ein Tast- oder Temperaturempfindungsorgan. Der genannte Autor neigt am meisten dazu, in dem fraglichen Organ ein Gehörorgan zu sehen.

Kopforgan der *Corethra*- und *Culex*-Larven.

Ein Sinnesorgan, über dessen Funktion er nichts auszusagen wagt, fand Rádl (1906) am Kopfe der *Corethra*-Larve und bei *Culex*-Larven Der Nerv, welcher dieses Organ versorgt, erweitert sich gegen sein Ende etwas, und in seiner Mitte verlaufen dünne Fibrillen, die in ein zweiteiliges Gebilde eindringen, dessen proximalen Teil nur eine mit eigener Wand versehene Erweiterung der Nervenfaser darstellt, während der distale Abschnitt einen dunkleren „Kern" aufweist, in dessen Mitte ein stäbchenförmiges, etwas glänzendes Gebilde liegt, zu dem auch die Neurofibrillen in nähere Beziehung zu treten scheinen. Distal läuft aus der Mitte des kernartigen Gebildes eine dünne Faser heraus, die sich in dem Epiderm verliert. An der erwähnten Stelle der Nervenfaser finden sich 2—3 solche Gebilde; einige liegen jedoch wieder im Epiderm dicht unter der Basis der Antenne. Bei *Culex* sind sie viel zahlreicher. Um chordotonale Organe handelt es sich nach Rádl nicht.

Pseudocellen.

Diese ihrer Natur nach rätselhaften Kopforgane der Acerentomiden beschreibt Silvestri (1907) als zwei Doppelkügelchen, welche derjenigen Stelle angehören, an welche sich bei den Protapteriden und den Apterygoten die Antennen ansetzen. Er faßt sie als zweifelhafte ocellenartige Organe auf. Nach Berlese (1909) bestehen die „Pseudocellen" aus einem kurzen Stiel und einer Endplatte (Operculum) und sind in Vertiefungen des Epicraniums eingesenkt. Sie fehlen den Protapteriden, sind aber bei den Eosentomiden entwickelt. Becker (1909) faßt sie als Homologa der Postantennalorgane auf. —

Ferner finden sich bei den Protapteriden (und in ähnlicher Ausbildung bei den Acerentomiden und Eosentomiden, hier jedoch nur in einem Paar) zehn symmetrisch im Kopf angeordnete, sphärische oder ovale Zellanhäufungen mit vollkommen abgeschlossenem Hohlraum. Ob diese von Berlese (1909) als Corpora allata bezeichneten Bildungen den Tömösvaryschen Organen der Myriopoden entsprechen, ist zweifelhaft

Die bläschenförmigen Sinnesorgane von *Ptychoptera*.

Bei der Larve von *Ptychoptera contaminata* L. (Nematocera) fand Grobben (1875) zwei Paare von Flüssigkeit enthaltenden Blasen, in welchen zwei (hinteres Paar) oder drei hellglänzende Kugeln schwimmen. Die Blasen des ersten Paares liegen rechts und links im letzten Viertel des 10. Segmentes der Ventralseite genähert; die des zweiten Paares in der Mitte des 11. Segmentes. An der Außenseite jeder Blase liegt ein Paar großer Tasthaare. Das Sinnesorgan besteht aus einer Vorwölbung der Chitinhaut; nach innen ist die Blase durch eine Chitinmembran verschlossen, die an ihrer Innenwand elastische Fasern besitzt und an welche sich ein Quermuskel ansetzt, durch dessen Kontraktion der Grund der Blase vertieft wird. Die hellglänzenden gelblichen Kugeln verändern ihre Lage nur bei Strömungen der Flüssigkeit, indem sie sich langsam gegeneinander verschieben; sie scheinen weichknorplige Konsi-

stenz zu haben. Der Nerv, welcher für das erste Paar vom 9., für das zweite vom 10. Leibesganglion entspringt, schwillt vor dem Sinnesorgan zu einer spindelförmigen Ganglienzelle an, aus welcher er an die untere Seite der Blase ohne spezifische Endigung herantritt. — Bei der Imago finden sich diese Sinnesorgane in gleicher Ausbildung und liegen unter den Stigmen des vorletzten und drittletzten Segmentes. Grobben sieht in ihnen Gehörorgane (? D.).

5. Statische Organe.

Stauffacher (1903) fand bei *Phylloxera vastatrix* Pl. ein eigentümliches Organ am Grunde der Vorderflügel auf der Grenze von Pro- und Mesothorax (Fig. 152), welches aus einem gestielten, einen Statolithen einschließenden, allseitig geschlossenen Bläschen besteht. Dieses (die Statocyste) ist von einer ziemlich dicken, aber ganz hyalinen Chitinschicht umhüllt. Von der Bläschenwand heben sich drei bogenförmige Spangen ab, welche den Statolithen derart tragen, daß er nach unten hängt. Der durch den Stiel eintretende Nerv gabelt sich in zwei Äste, deren einer im Bogen über den Statolithen hinaufsteigt, während der andere unter ihm nach vorn geht. Der erste Ast gibt auf seinem Wege einen unpaaren und zweimal je ein Paar Nervenfasern ab, die in rundlichen Gruben am Statolithen nach vorheriger Anschwellung enden. Die oberhalb der Spange r_2 (Fig. 152) gelegenen Nervenendigungen sollen ebenfalls diesem Nerv angehören (Stauffacher 1905).

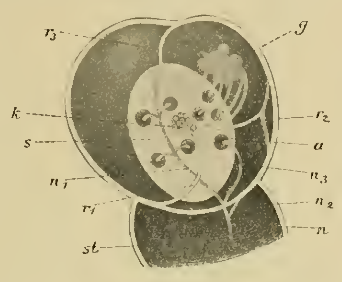


Fig. 152.
Der statische Apparat der geflügelten *Phylloxera vastatrix* Pl. Vergr. 1000 : 1. (Stauffacher 1905.)

k Kraterchen, in welche die zerfaserten Spangen münden. *a* Narbe. *g* Ganglion. *n*, n_1, n_2, n_3 Nerven. r_1, r_2, r_3 die drei bogenförmigen Leisten. *st* Stiel. *s* Statolith.

Das statische Organ von *Chermes coccineus* Rtz. sitzt an derselben Stelle wie bei *Phylloxera*. Die chitinöse dickwandige Statocyste ist vollständig geschlossen, und von ihrem Boden streben pfeilerartig starke Borsten zu dem Statolithen, den sie tragen, wobei sie in seinen Körper eindringen, also fest mit ihm verbunden sind. Der Statolith ist stark lichtbrechend, konzentrische und radiale Streifen fehlen. Seine Oberfläche ist „pockennarbig" wie bei *Phylloxera*, und in vielen dieser Narben liegen Nervenendigungen; er dürfte aus Chitin bestehen. Durch den hier wie bei *Phylloxera* vorhandenen Stiel der Statocyste tritt der Nerv ein, der sich ähnlich gabelt wie bei der Reblaus und dessen Zweige in Endanschwellungen („Ganglien" Stauffacher's) am Statolithen eintreten. Aus den Ganglien stammt ein Nervennetz, das sich auf dem Statolithen ausbreitet und Endzweige in die Narben entsendet. — Ein Epithel fehlt hier wie bei *Phylloxera* dem statischen Apparat. Zwischen Statocyste und Statolith findet sich eine lymphatische Flüssigkeit. Hinsichtlich der feineren Details muß auf die durch zahlreiche Abbildungen illustrierte Arbeit von Stauffacher (1904) verwiesen werden.

Literaturverzeichnis.

Absolon, K. Über einige teils neue Collembolen aus den Höhlen Frankreichs und des südlichen Karstes. Zool. Anz. Bd. 24. 1901.

Adelung, N. v. Beiträge zur Kenntnis des tibialen Gehörapparates der Locustiden. Inaugural-Dissert. phil. Leipzig. 1890.

Balbiani, E. G. Note sur les antennes servant aux Insectes pour la recherche des sexes. Ann. Soc. Entom. France 4. Sér. T. 6. Bull. 1866.

Becker, E. Zum Bau des Postantennalorgans der Collembolen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 94, 1009/10.

Berlese, A. Monografia dei Myrientomata. Redia 6. 1909.

Bert, P. Sur la question de savoir si tous les animaux voient les mêmes rayons lumineux que nous. Arch. de Physiol. Vol. 2. 1869.

Berté, F. Contribuzione all' anatomia ed alla fisiologia delle antenne degli Afanitteri. Atti R. Accad. d. Lincei Roma. Ser. 3. Vol. 1 u. 2. 1878.

Börner. Vorläufige Mitteilung über einige neue Aphorurinen und zur Systematik der Collembola. Zool. Anz. Bd. 24. 1901.

— Über das Antennalorgan III der Collembolen und die systematische Stellung der Gattungen usw. Zool. Anz. 25. Bd. 1902.

Brants, A. Beitrag zur Kenntnis der einfachen Augen der gegliederten Tiere. Isis 1840.

— Over het gezigtswerktuig der gelede dieren. Tijdschr. v. natuurl. Geschied. en Physiol. D. 10. 1843.

— Over de luchtuizen in het zamengestelde oog der gelede dieren. Ebenda. D. 12. 1845.

— Over hed beeld, dat zich in het zamengestelde oog der gelede dieren vormt. Versl. en Meded. K. Akad. Amsterdam. D. 3. 1855.

Breitenbach, W. Beiträge zur Kenntnis des Baues des Schmetterlingsrüssels. Jena. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 15. 1882.

Brunner v. Wattenwyl, C. Über die äußeren Gehörorgane der Orthopteren. Verhandl. d. Zool. Bot. Ges. Wien. Bd. 24. 1874.

Bugnion, E. La structure anatomique du *Trigonalys Hahni* Spin. Mitteil. d. Schweiz. Entom. Ges. 1910. — Bull. Soc. Entom. suisse, Vol. 12. 1910.

Burmeister, H. Beobachtungen über den feineren Bau des Fühlerfächers der Lamellicornier als eines mutmaßlichen Geruchswerkzeuges. D'Alton und Burmeisters Zeitung f. Zool., Zoot. und Palaeozool. Bd. 1. 1848.

Buttel-Reepen, v. Sind die Bienen Reflexmaschinen? Leipzig 1900. — Biol. Centralbl. Bd. 20.

Calmbach, V. Empfindungsvermögen der Schmetterlinge. Entom. Zeitschr. Guben. Jahrg. 20. 1906.

Carrière, J. Die Sehorgane der Tiere vergleichend anatomisch dargestellt. München und Leipzig 1885.

— Kurze Mitteilungen aus fortgesetzten Untersuchungen über die Sehorgane. Die Entwicklung und die verschiedenen Arten der Ocellen. Zool. Anz. 9. Jahrg. 1886.

Chadima, J. Über die von Leydig als Geruchsorgan bezeichneten Bildungen bei den Arthropoden Mitteil. Naturw. Ver. f. Steiermark. 1873.

Chatin, J. Les organes des sens dans la série animale. Paris 1879.

— Structure et développement des bâtonnets antennaires chez la Vanesse Paon de jour. 1. Vol. Paris 1883.

— Recherches sur les organes tactiles des Insectes et des Crustacés. 2. Vol. Paris 1884.

Child, Ch. M. Ein bisher wenig beachtetes antennales Sinnesorgan der Insekten, mit besonderer Berücksichtigung der Culiciden und Chironomiden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 58. — Zool. Anz. 17. Jahrg. 1894.

Ciaccio, G. V. Degli occhi nei generi *Pothamanthus* a *Cloë* della Famiglia dell Ephemeridae, e come eglino sono composti e intessuti. Rend. Accad. Sc. Bologna 1895/96.

— Sur la forme de la structure des facettes de la cornée et sur les milieux réfringents des yeux composés des Muscides. Journ. Micr. Paris. 13. année.

Claparède, Ed. Sur les prétendus organes auditifs des antennes chez les Coléoptères Lamellicornes et autres Insectes. Ann. Sc. Nat. 4. Sér. 10. 1858.

Claparède, Ed. Zur Morphologie der zusammengesetzten Augen bei den Arthropoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 10. 1860.
Claus, C. Über die von Lespès als Gehörorgane bezeichneten Bildungen der Insekten. Müllers Arch. 1859.
Cobelli, R. Il senso del gusto nel *Lasius emarginatus* Oliv. Auszug von Chr. Schröder. Allg. Zeitschr. f. Entom. 7. Bd. Nr. 16. 1902.
Cottreau, Jean. L'odorat chez les Insectes. La Nature. Ann. 34. Sém. 1. 1905.
Dahl. F. Die Insekten können Formen unterscheiden. Zool. Anz. Bd. 12. 1889.
Deegener, P. Über ein neues Sinnesorgan am Abdomen der Noctuiden. Zool. Jahrb. Anat. 27. Bd. 1909.
Demoll, R. Die Mundteile der Wespen, Tenthrediniden und Uroceriden sowie über einen Stiboreceptor der Uroceriden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 92. Bd. 1909.
— Über eine lichtzersetzliche Substanz im Facettenauge sowie über eine Pigmentwanderung im Appositionsauge. Arch. ges. Physiol. 129. Bd.
Dietrich, W. Über Doppelaugen bei Dipteren. Zool. Anz. Bd. 32. 1907.
— Die Facettenaugen der Dipteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. 92. Bd. 1909.
Dor, H. De la vision chez les Arthropodes. Arch. Sc. Phys. et Natur. T. 12. 1861.
Dubois, R. Sur le rôle d'olfaction dans les phénomènes d'accouplement chez les Papillons. Ass. fr. p. l'Av. de sc. 1895.
Dujardin, F. Sur les yeux simples ou stemmates des animaux articulés. C. R. Acad. Sc. Paris T. 25. 1847.
Exner, S. Über das Sehen von Bewegungen und die Theorie des zusammengesetzten Auges. Sitzungsber. d. Math. Nat. Kl. Kais. Acad. d. Wiss. Wien. Bd. 72. 3. Abt. Phys. 1875.
— Die Frage von der Funktionsweise des Facettenauges. Biol. Centralbl. Bd. 1.
— Das Netzhautbild des Insektenauges. Sitzungsber. K. Akad. d. Wiss. Wien. Bd. 98. 3. Abt. 1889.
— Durch Licht bedingte Verschiebungen des Pigmentes im Insektenauge und deren physiologische Bedeutung. Ebenda.
— Die Physiologie der facettierten Augen von Krebsen und Insekten. Wien. (F. Deuticke) 1891.
Fernald, H. T. The Relationships of Arthropods. Stud. Biol. Labor. Johns Hopkins Univ. Vol. 4. 1890.
Fischer, E. Zum „Gehör"-Vermögen der Raupen. Insektenbörse 19. Jahrg. 1902.
Fielde, Adele, M. The Sense of Smell in Ants. Ann. N. Y. Acad. Sc. Vol. 16. 1905.
Focke, W. u. Lemmermann. Über das Sehvermögen der Insekten. Abhandl. d. Naturw. Ver. zu Bremen. Bd. 11. — Naturw. Wochenschr. (Potonié) Bd. 5. 1890.
Forel, A. Études myrmécologiques en 1884 avec une déscription des organes sensoriels des antennes. Bull. Soc. vaud. d. Sc. nat. 9. Sér. Lausanne T. 20. 1885.
— Les Fourmis percoivent-elles l'ultraviolet avec leurs yeux ou avec leur peau? Arch. Scienc. Phys. Nat. Genève. 3. Sér. T. 16. 1886.
— La vision de l'ultraviolet par les Fourmis. Revue Sc. Paris. T. 38. 1886.
— Expériences et remarques critiques sur les sensations des Insectes. Recueil zool. suisse. T. 4. 1886/87.
— Appendices à mon mémoire sur les sensations des Insectes. Ibid. T. 4. 1888.
— Beiträge zur Kenntnis der Sinnesempfindungen der Insekten. Mitteil. d. Münchener Entom. Ver. 2. Jahrg.
— Die Eigentümlichkeiten des Geruchssinnes bei den Insekten. Verh. 5. Intern. Zool. Congr. Berlin 1902.
— u. H. Dufour. Über die Empfindlichkeit der Ameisen für Ultraviolett und Röntgensche Strahlen. Zool. Jahrb. Abt. Syst. 17. Bd. 1902.
— Das Sinnesleben der Insekten. Übers. von Maria Semon. München 1910. (E. Reinhardt)
Garnier, J. De l'usage des antennes chez les Insectes. Mém. Acad. Sc. Amiens. 2. Sér. T. 1. 1858—60.
Gazagnaire, J. Du siège de la gustation chez les Insectes Coléoptères. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 102. — Ann. Sc. Ent. France. 6. Sér. T. 6. Bull. 1886.
Giard, A. Variations du nombre et de la forme des Ocelles chez les Satyrides. Feuille jeun. Natural (4) Ann. 33. 1903.
Girschner, E. Einiges über die Färbung der Dipterenaugen. Berlin. Entom. Zeitschr. Bd. 31. 1888.

Gottsche, C. M. Beitrag zur Anat. und Physiol. des Auges der Krebse und Fliegen. Müllers Arch. f. Anat. und Physiol. 1852.
Goureau. Mém. sur les balanciers des Diptères. Ann. Soc. Ent. France. 2. Sér. T. 1. 1843.
Graber, V. Bemerkungen über die Gehör- und Stimmorgane der Heuschrecken und Cicaden. Wiener Sitzungsber. Math. Nat. Kl. Bd. 66. 1. Abt. 1872.
— Über Gehörorgane der Insekten. 48. Tagebl. d. Naturf.-Vers. Graz 1875.
— Die tympanalen Sinnesapparate der Orthopteren. Wien 1875. Denkschr. d. Kais. Acad. Wiss.
— Die abdominalen Tympanalorgane der Cicaden und Gryllodeen. Ebenda. Bd. 36. 2. Abt. 1876.
— Die tympanalen Sinnesorgane der Orthopteren. Denkschr. Kais. Acad. d. Wiss. Wien Bd. 36. 2. Abt. 1876.
— Über neue otocystenartige Sinnesorgane der Insekten. Arch. Mikr. Anat. 1878. Bd. 16.
— Das unicorneale Tracheatenauge. Ebenda. Bd. 17. 1879.
— Über die stifteführenden und chordotonalen Sinnesorgane bei den Insekten. Zool. Anz. 1881.
— Die chordotonalen Sinnesorgane und das Gehör der Insekten. Arch. Mikr. Anat. Bd. 20, 21. 1882.
— Fundamentalversuche über die Helligkeits- und Farbenempfindlichkeit augenloser und geblendeter Tiere. Sitzungsber. Acad. Wiss. Wien. Bd. 87. 1883.
— Vergleichende Grundversuche über die Wirkung und die Aufnahmestellen chemischer Reize bei den Tieren Biol. Centralbl. 5. Bd. 1885.
— Neue Versuche über die Funktion der Insektenfühler. Biol. Centralbl. Bd. 7. 1887.
— Thermische Experimente an der Küchenschabe (*Periplaneta orientalis*). Pflügers Arch. f. Physiol. Bd. 41, 1887.
Grenacher, H. Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden, insbesondere der Spinnen, Insekten und Crustaceen. Göttingen 1879.
Groß, W. Über den Farbensinn der Tiere, insbesondere der Insekten. Isis v. Russ. 5 Jahrg.
Grützner, P. Über das Sehen der Insekten. Jahresber.-Ver. Vaterl. Naturk. Württemberg. Jahrg. 63 1907.
Günther, K. Über die Nervenendigungen auf dem Schmetterlingsflügel. Zool. Jahrb. 14. Bd. 1901.
Haller, B. Über die Ocellen von *Periplaneta orientalis*. Zool. Anz. Bd. 31. 1907.
Hauser, G. Physiologische und histologische Untersuchungen über die Geruchsorgane der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 34 1880.
— Recherches physiologiques et histol. sur l'organe de l'odorat chez les Insectes. Arch. Zool. Expér. T. 8. 1880
Hennings, C. Sinneswahrnehmungen bei Insekten. Verh. nat. Ver. Karlsruhe Bd. 19. 1906.
Hensen, V. Über das Gehörorgan von *Locusta*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 16. 1866.
Herbig, C. Anatomie und Histologie des tibialen Gehörapparates von *Gryllus domesticus*. Arch. Micr. Anat. Bd. 61. 1903.
Hesse, R. Über die sogenannten einfachen Augen der Insekten. Vorl. Mitteil. Zool. Anz. Bd. 24. 1901.
— Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. VII. Von den Arthropodenaugen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 70. 1901.
— Weitere Tatsachen. Allgemeines. Ebenda. Bd. 72. 1902.
— Das Sehen der niederen Tiere. Jena 1908.
Heycke, E. Wie die Insekten sehen. Allg. Zeitschr. Entom. Bd. 8. 1903.
Hicks. On a new organ in Insects. Journ Linn. Soc. London. Vol. 1. 1857.
— Further remarks on the organ found on the bases of the halteres and wings of Insects. Transact. Linn. Soc. London. Vol. 22. 1857.
— On a new structure in the antennae of Insects. Journ. Linn. Soc. Zool. London. Vol. 22. 1857.
Hickson, S. J. The Eye and Optic Tract of Insects. Quart. Journ. Micr. Sc. 2. Ser. Vol. 25. 1885.
Huber, F. Neue Beobachtungen an den Bienen. Einbeck 1856—59.
— Nouvelles expériences sur les abeilles. 1814.
Janet, Ch. Sur l'antenne et les organes chordotonaux chez les Fourmis. C. R. Acad. Sc. Paris T. 118. 1894.

Johansen, H. Die Entwicklung des Imagoauges von *Vanessa urticae* L. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 6. 1893.
Johnson, A. J. Sensibility of Larvae (of *Bombyx quercus*) to Sound. Entom. Record. Vol. 4. Nr. 9. 1893. Note by J. W. Tutt. ibid. p. 241.
Johnston, Chr. Auditory apparatus of the *Culex mosquito*. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 3. 1855.
Joseph, G. Zur Morphologie des Geschmacksorgans bei Insekten. Amtl. Ber. d. 50. Vers. deutsch. Naturf. u. Ärzte in München 1877.
Jourdan, E. Les sens chez les animaux inférieurs. 1. Vol. Paris 1889.
Jousset de Bellesme. Recherches expérimentales sur les fonctions du balancier chez les Insectes diptères. Paris 1878.
— Sur une fonction de direction dans le vol des Insectes. C. R. Acad. Sc. Paris T. 89. 1879.
Kellogg. The divided Eyes of Arthropoda. By Vernon Kellogg, Stanford University, California 1898.
Kennel, J. V. Die Ableitung zunächst der sogen. einfachen Augen der Arthropoden, nämlich der Stemmata der Insektenlarven, Spinnen, Scorpioniden usw. von Augen der Anneliden. Sitzungsber. d. Nat. Ges. b. d. Univ. Dorpat. Bd. 8. H. 3. 1889.
Kirbach. Mundwerkzeuge der Schmetterlinge. Zool. Anz. 6. Bd. 1883.
Kirchhoffer, O. Untersuchungen über eucone Käferaugen. Sitzungsber. Ges. nat. Frde. Berlin 1905.
— Untersuchungen über die Augen pentamerer Käfer. Arch. f. Biontologie. Bd. 2. 1908.
— Die Entwicklung des Komplexauges nebst Ganglion opticum von *Dermestes vulpinus* F. Arch. f. Naturg. 76. Bd. 19'0.
Kraepelin, K. Über die Geruchsorgane der Gliedertiere. Oster-Programm der Realschule des Johanneums. Hamburg 1883.
Kramer, P. Der Farbensinn der Bienen. Schweiz. Bienenztg. N. F. 3. Jahrg. 1880.
Krancher, O. Geruchs- oder Gesichtssinn? Entom. Jahrb. Jahrg. 13. 1904.
Kühne, W. Eine Beobachtung über das Leuchten der Insektenaugen. Unters. a. d. physiol. Inst. der Univ. Heidelberg. Bd. 1. 1877.
Kunckel et Gazagnaire. Rapport du cylindre-axe et des cellules nerveuses périphériques avec les organes de sens chez les Insectes. C. R. Acad. Sc. Paris T. 92. 1881.
— Du siège de la gustation chez les Insectes diptères. Ebenda. T. 95. 1881.
Landois, H. Die Raupenaugen (ocelli compositi mihi). Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 16. 1866.
— Zur Entwicklungsgeschichte der facettierten Augen von *Tenebrio molitor* L. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 17. 1867.
— Das Gehörorgan des Hirschkäfers. Arch. Mikr. Anat. Bd. 4. 1868.
Lauterborn, R Zur Kenntnis der Chironomiden-Larven. Zool. Anz. 29. Jahrg. 1905.
Lee, Bolles, A. Bemerkungen über den feineren Bau der Chordotonalorgane. Arch. Mikr. Anat. Bd. 23. 1884.
— Les organes chordotonaux des Diptères et la méthode du chlorure d'or. Recueil Zool. Suisse T. 2. 1884.
— Les balanciers des Diptères, leurs organes sensifères et leur histologie. Ebenda 1885.
Lespès, Ch. Mémoire sur l'appareil auditif des insectes. Ann. d. Sc. Nat. 4. Sér. T. 9. 1858.
Leydig, Fr. Über Geruchs- und Gehörorgane der Krebse und Insekten. Müllers Arch. 1860.
— Das Auge der Gliedertiere. Neue Untersuchungen zur Kenntnis dieses Organs. Tübingen 1864.
— Die Hautsinnesorgane der Arthropoden. Zool. Anz. 1886.
Link, E. Über die Stirnaugen der Neuropteren und Lepidopteren. Zool. Jahrb. Morph. 27. Bd. 1908/09.
— Über die Stirnaugen der hemimetabolen Insekten. Ebenda.
Loew, H. Die Schwinger der Dipteren. Berlin. Ent. Zeitschr. 1858.
Lovell, J. The color sense of the Honey Bee. Can Bees distinguish Colors? Amer. Natural. Vol. 44. 1910.
Lowne, B. On the modifications of the simple and compound eyes of Insects. Phil. Trans. Roy. Soc. London. Vol. 169. 1878.

Lowne, B. On the Structure and Functions of the Eyes of Arthropoda. Proc. Roy. Soc. London. Vol. 35. 1883.
— On the compound vision and the morpholgy of the eye in Insects. Trans. Linn. Soc. London. 1884.
— On the Structure of the Retina of the Blowfly (*Calliphora erythrocephala*). Journ. Linn. Soc. London. Vol. 20. 1889.
Mallock, A. Insect sight and the defining power of composite eyes. Proc. Roy. Soc. London. Vol. 55. 1894.
Mark, E. L. Simple Eyes in Arthropods. Bull. Mus. of the Harward Coll. Vol. 13. 1887.
Mayer, A., and Marshall. Researches in Acoustics. Exper. on the supposed auditory apparatus of the *Culex mosquito*. Amer. Jour. Sc. and Arts. Ser. 3. Vol. 8. 1874.
— Über das Gehörorgan bei den Gliedertieren. Naturforscher. 8. Jahrg. 1875.
Mayer, Paul. Zur Lehre von den Sinnesorganen bei den Insekten. Zool. Anz. 1879.
— Sopra certi organi di senso nelle antenne dei Ditteri. Atti d. R. Accad. Lincei di Roma. Ser 3. 1879.
Meinert. Die Mundteile der Dipteren. Zool. Anz. 5. Bd. 1882.
Miltz, O. Das Auge der Polyphemiden. Zoologica. Bd. 11. 1899.
Morse, M. Factors determining the reactions of the larva of *Tenebrio molitor*. Journ. Comp. Neur. Philadelphia. Vol. 19. 1909.
Müller, J. Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes. Leipzig 1826.
— Über die Augen des Maikäfers. Meckels Arch. Anat. Physiol. 1829.
— Sur la structure des yeux du Hanneton. Ann. Sc. Nat. T. 18. 1829.
Murray, A. On Insect-vision and blind Insects. Edinbourgh New Philos. Journ. New Ser. Vol. 6. 1857.
Nagel, W. Die niederen Sinne der Insekten. Tübingen 1892.
— Vergl. physiol. und anatom. Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssinn und ihre Organe mit einleitenden Betrachtungen aus der allgemeinen vergleichenden Sinnesphysiologie. Bibl. zoologica. 18. H. 1894.
Newport, G. On the Use of the Antennae of Insects. Transact. Ent. Soc. London. Vol. 2. 1840.
Nieden, F. Der sexuelle Dimorphismus der Antennen bei den Lepidopteren. Zeitschr. f. wiss. Insektenbiologie 1907. Bd. 3.
Noè, G. Contribuzione alla conoscenza del sensorio degli Insetti. Rend. Accad. Lincei (5) Vol. 14. Sem. 2. 1905.
Notthaft, Jul. Über die Gesichtswahrnehmungen vermittelst des Facettenauges. Abhandl. d. Senckenberg. Naturf. Ges. Bd. 12. 1880.
— Die physiolog. Bedeutung des facettierten Insektenauges. Kosmos. Bd. 18. 1886.
Nüssli, J. Über den Farbensinn der Bienen. Schweizer Bienenztg. N. F. 2. Jahrg. 1879.
Oestlund, O. W. Antennal Sense Organs of the Aphididae. Bull. Minnesota Acad. Nat. Sc. Vol. 4. 1906.
Overzier, L. Das Auge, seine Morphologie und physiologische Bedeutung in den einzelnen Tierklassen. Gaea Bd. 10. 1874.
Oyen, L. Der chordotonale Sinnesapparat des *Bacillus rossii*. Inaugural-Dissert. phil. Leipzig 1901.
Paasch. Von den Sinnesorganen der Insekten im Allgem., von Gehör- und Geruchsorganen insbesondere. Arch. f. Naturg. Bd. 39. 1873.
Packard, A. S. The caudal styles of Insects. Sense organs, i. e. Abdominal Antennae. American Natural. Vol. 4. 1871.
— On the occurrence of organs probably of taste in the epipharynx of the Mecaptera (*Panorpa* and *Boreus*). Psyche Vol. 5. 1889.
— Note on the epipharynx and the epipharyngeal organs of taste in mandibulate Insects. Psyche Vol. 5. 1889.
Pankrath, O. Das Auge der Raupen und Phryganeidenlarven. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 49. 1890.
Parker, G. H. The histology and development of the Eye in the Lobster. Bull. Mus. Harward Coll. Vol. 20. 1890.
— The compound Eyes in Crustaceans. Ebenda. Vol. 21. 1891.
Patten, W. On the Eyes of Molluscs and Arthropods. Zool. Anz. 10. Jahrg. 1887. — Journ. of Morphol. Boston Vol. 1. — Mitteil. Zool. Stat. Neapel. Vol. 6. 1887.

Patten, W. Studies on the Eyes of Arthropods. 1. Development on the Eyes of *Vespa* with observations on the Ocelli of some Insects. Journ. of Morph. Boston. 2. Eyes of Acilius. Ebenda. Vol. 2. 1888.
— Is the ommatidium a hair-bearing sense bud? Anat. Anz. Vol. 5. 1890.
Peckham, G. W., and E. G. Some observations on the special senses of Wasps. Proc. Nat. Hist. Soc. of Wisconsin 1887.
Perraud, J. Sur la perception des radiations lumineuses chez les papillons nocturnes; l'emploi des lampes pièges. C. R. Soc. Biol. Paris T. 56. 1904.
Perris, E. Mémoire sur le siège de l'odorat dans les Articulés. Ann. Sc. Nat. 3. Sér. T. 14. 1850/51.
Phillips, E. F. Structure and development of the compound eye of the Honey Bee. Proc. Acad. N. Sc. Philadelphia Vol. 57. 1905.
Piéron, H. Le rôle de l'olfaction dans la reconnaissance des fourmis. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 143. 1906.
— Exceptions et variations dans le processus olfactiv de reconnaissance chez les fourmis. C. R. Soc. Biol. Paris. T. 61. 1906.
— Le mécanisme de la reconnaissance chez les fourmis. Rôle des données olfactives. Ebenda.
Plateau, F. Recherches expérimentales sur la vision chez les Insectes. Bull. Acad. Belg. 3. Sér. T. 10. 1885.
— Expériences sur le rôle des palpes chez les Arthropodes maxillés. Bull. Soc. Zool. France. T. 10. 1885.
— Une expérience sur la fonction des antennes chez la Blatte (*Periplaneta orientalis*). C. R. Soc. Ent. Belg. 1886.
— Recherches expér. sur la vision chez les Insectes. 1. Part. a) Resumé des travaux effectués jusqu'en 1887 sur la structure et le fonctionnement des yeux simples. — b) Vision chez les Myriopodes. Bull. Acad. Belg. 3. Sér. T. 14. 1887.
— 3. Part. a) Vision chez les Chenilles. — b) Rôle des ocelles frontaux chez les Insectes parfaits. Ebenda. 3. Sér. T. 15. 1888.
— 4. Part. Vision à l'aide des yeux composés. a) Résumé anatomo-physiologique. b) Expériences comparatives sur les Insectes et sur les Vertébrés. Mém. cour. et autres Mém. Acad. Belg. T. 43. 1888.
— 5. Part. a) Perceptiou des mouvements chez les Insectes. — b) Additions aux recherches sur le vol des Insectes aveugles. — c) Resumé général. Bull. Acad. Belg. 3. Sér. T. 16. 1888.
— Recherches expérimentales sur les Arthropodes. Mém. cour. et autres Mém. pub. p. l'Acad. Roy. d. Scienc. etc. de Belgique 8. Sér. T. 42. 1889.
Poletajeff, N. Über die Ocellen und ihr Sehvermögen bei den Phryganiden (russisch). Horae. Soc. Ent. Ross. T. 18. 1884.
Porter, G. J. A. Experiments with the Antennae of Insects. Amer. Natural. Vol. 17. 1883.
Pouchet, Chr. H. G. De l'influence de la lumière sur les larves des Diptères privées d'organes extérieurs de la vision. C. R. Acad. de Sc. Paris 1870/71.
— Note sur les Coléoptères aveugles. C. R. Soc. Biol. 1872.
Radl, E. Étude sur les yeux doubles des Arthropodes. Arch. Soc. Entom. Bohemiae. Ročn 3. 1906.
— Über rudimentäre Punktaugen bei den Tipulidae. Bull. intern. Acad. Sc. Prague. Sc. Math. Nat. Ann. 11. 1906.
— Über ein neues Sinnesorgan auf dem Kopfe der *Corethra*-Larve. Zool. Anz. Bd. 30. 1906.
— Über das Gehör der Insekten. Biol. Centralbl. Bd. 25. 1905.
vom Rath, O. Über die Hautsinnesorgane der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd 46. 1888. — Zool. Anz. 1888.
— Zur Kenntnis der Hautsinnesorgane und des sensiblen Nervensystems der Arthropoden Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 61. 1896.
Redikorzew, W. Untersuchungen über den Bau der Ocellen der Insekten. Ebenda. Bd. 68. 1900.
Reitzenstein. W. v. Untersuchungen über die Entwicklung der Stirnaugen von *Periplaneta orientalis* und *Cloëon*. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 21. 1904.
Reuter, E Über „Basalfleck" auf den Palpen der Schmetterlinge. Zool. Anz. 1888.
Robineau-Desvoidy, A. J. B. Sur l'usage réel des antenues chez les Insectes. Ann. Soc. Entom. France T. 11. 1842.
Röhler, E. Die antennalen Sinnesorgane von *Tryxalis*. Zool. Anz. Bd. 28. 1904.

Röhler, E. Zur Kenntnis der antennalen Sinnesorgane der Dipteren. Zool. Anz. Bd. 30. 1906.
Rühe. Über die Einheit des Prinzips im Bau der Augen bei verschiedenen Tierklassen und besonders über das Sehen der Insekten mit polyedrischen Augen. Leipzig 1861.
Ruland, F. Beiträge zur Kenntnis der antennalen Sinnesorgane der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 46. 1888.
Schelver, F. J. Entomologische Beobachtungen usw. über den Flug und das Gesumme einiger zweiflügliger Insekten und insbesondere über die Schwingkölbchen und Schüppchen unter den Flügeldecken. Wiedemanns Arch. f. Zool. 2. Bd. pars 2.
Schenk, O. Die antennalen Hautsinnesorgane einiger Lepidopteren und Hymenopteren mit besonderer Berücksichtigung der sexuellen Unterschiede. Zool. Jahrb. Bd. 17. Morph. 1903.
Schiemenz, P. Über das Herkommen des Futtersaftes und der Speicheldrüsen der Biene nebst einem Anhange über das Riechorgan. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 38. 1883.
Schmidt, E. O. Die Gehörorgane der Heuschrecken. Arch. Mikr. Anat. 11. Bd. 1875.
— Die Form der Kristallkegel im Arthropodenauge. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 30. Suppl. 1878.
Schultze, M. Untersuchungen über die zusammengesetzten Augen der Krebse und Insekten. Bonn 1868.
Schwabe, J. Beiträge zur Morphologie und Histologie der tympanalen Sinnesapparate der Orthopteren. Zoologica Bd. 20, H. 50. VI. 1906.
Seiler, W. Beiträge zur Kenntnis der Ocellen der Ephemeriden. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 22. 1905.
Sergi, G. Ricerche sull' alcuni organi di senso nelle antenne delle Formiche. Riv. Filos. scient. Milano 1891.
Serres, M. de. Mémoires sur les yeux composés et les yeux lisses des Insectes. Montpellier 1813.
— Über die Augen der Insekten. Übers. v. J. F. Dieffenbach. Berlin 1826.
v. Siebold, C. Th. E. Über das Stimm- und Gehörorgan der Orthopteren. Wiegmanns Arch. f. Naturg. Bd. 10. 1844.
Silverlock, O. C. The Senses of Ants as Regards Heat and Sight. Nature notes. Vol. 18. 1907.
Slater, J. W. Über die Funktion der Antennen bei den Insekten. Frorieps Notizen. 3. Bd. VIII. Nr. 155. 1848.
Soulier. Quelques considérations sur les fonctions des antennes des Insectes. Congrès scient. d. France Sess. 14. Marseille 1846/47.
Stauffacher, H. Zur Kenntnis des statischen Organs bei *Phylloxera vastatrix* Pl. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 82. 1905.
— Das statische Organ bei *Chermes coccineus* Rtz. Allg. Zeitschr. Entom. Bd. 9. 1904.
— Über ein neues Organ bei *Phylloxera vastatrix* Pl. Ebenda. Bd. 8.
Stefanowska, M. La disposition histologique du pigment dans les yeux des Arthropodes. Recueil Zool. Suisse. 1890.
Strohm, K. Die zusammengesetzten Augen der Männchen von *Xenos rossii*. Zool. Anz. 36. Bd. 1910.
Tiebe. Plateau's Versuche über die Fähigkeit der Insekten, Bewegungen wahrzunehmen. Biol. Centralbl. Bd. 9. 1889.
Treviranus, G. R. Über das Saugen und das Geruchsorgan der Insekten. Annal. d. Wetterau. Ges. Bd. 3. H. 1. 1812. — Id. H. 2. 1814.
Troschel, H. Über das Geruchsorgan der Gliedertiere. Verhandl. Naturh. Verein d. preuß. Rheinlandes und Westfalen 27. Bd. Sitzungsber. 1870.
Trouvelot, L. The use of the antennae in Insects. American. Natural. Vol. 11. 1877. — Naturforscher 10. Jahrg.
Viallanes, H. Notes sur les terminaisons nerveuses sensitives des Insectes. Bull. Soc. Philomath. Paris. sér. 7. T. 6. 1882.
Vigier, P. Sur la présence d'un appareil d'accomodation dans les yeux composés des Insectes. C. R. Acad. Sc. Paris T. 138. 1904.
— Sur la réception de l'excitant lumineux dans les yeux composés des Insectes en particulier chez les Muscides. C. R. Acad. Sc. Paris T. 145. 1907.
— Sur les terminaisons photoréceptives dans les yeux composés des Muscides. C. R. Acad. Sc. Paris T. 145. 1907.

Vogel, R. Über die Innervierung und die Sinnesorgane des Schmetterlingsflügels. Zool. Anz. 36. Bd. 1910.
Wagner, R. Einige Bemerkungen über den Bau der zusammengesetzten Augen. Arch. f. Nat. 1. Jahrg. 1835.
Wasmann, E. Die Fühler der Insecten. Stimmen aus Maria Laach. Freiburg i. Br. 1891.
Watase, S. On the morphology of the compound eyes in the Arthropoda. Stud. fr. the biol. labor. of the Johns Hopkins University. — Insect Life 2. — Ann. a. Mag. Nat. Hist. 6. sér. Vol. 6. 1890.
Weinland, E. Beitrag zur Kenntnis des Baues des Dipterenschwingers. Inaug.-Diss. Berlin. 1890.
— Über die Schwinger (Halteren) der Dipteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 51. 1891.
Weismann, A. Metamorphose der *Corethra plumicornis*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 16.
Wesché, U. Some new Sense-organs in Diptera. Journ. Quekett micr. Club (2) Vol. 9. 1904.
Will, F. Das Geschmacksorgan der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. 42. Bd. 1885.
— Beitrag zur Kenntnis der einfachen Augen mit facettierter Hornhaut. Leipzig 1848.
— et Forel, A. Sur les sensations des Insectes. Ent. Nachr. 13. Jahrg. 1887.
Willem, V. Les yeux et les organes post-antennaires des Collemboles. Ann. Soc. Entom. de Belgique. T. 41. 1897.
— Recherches sur les Collemboles et les Thysanoures. Mém. cour. et mém. des sav. étrangers, publ. par l'Acad. Roy. des sciences de Belgique 1900.
Wolf, O. J. B. Das Riechorgan der Biene usw. Nova Acta. Kais. Leop. Carol. Akad. Naturf. Bd. 38. 1876.
Xambeu, P. Organes visuels des Coléoptères cavernicoles. Bull. Soc. Entom.-France. 1906.
Zavřel, J. Die Augen einiger Dipterenlarven und -puppen. Zool. Anz. Bd. 31. 1907.
— Untersuchungen über die Entwicklung der Stirnaugen (Stemmata) von *Vespa*. Sitzungsber. K. Böhm. Ges. d. Wiss. 13. Bd. 1902.
— Idem. Ebenda 1903.
Zimmer, C. Die Facettenaugen der Ephemeriden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 63. 1898.

Viertes Kapitel.

Der Darmtraktus und seine Anhänge.

Von Prof. **Dr. P. Deegener**, Berlin.

Inhaltsübersicht.

I. Anatomie des Darms.

Der Darm der Insekten durchsetzt den Körper entweder gerade gestreckt (die meisten Larven und manche Imagines, z. B. Odonata) oder gewunden (viele Imagines und manche Larven z. B. *Ptychoptera contaminata* L., *Dytiscus* u. a.). Er liegt frei in der Leibeshöhle und wird in dieser durch Tracheen, die sich an seiner Wand verzweigen und an seinen beiden Enden vielfach auch durch radiäre Muskeln suspendiert. Sein Hohlraum kommuniziert durch zwei Öffnungen mit der Außenwelt: einer vorderen, am Kopfe gelegenen, dem Mund (*Os*), durch welche direkt (kauende und manche saugende Insekten, z. B. Dipterenlarven) oder erst unter Vermittlung der saugenden Mundgliedmaßen (siehe diese) die Nahrung aufgenommen wird; und einer hinteren, dem After (Anus), welcher die nicht verdauten Reste und die Exkrete (vgl. die Vasa malpighii) austreten läßt und am hinteren Körperende liegt.

Die Lage des Mundes ist nicht überall dieselbe, weil dieser vom vorderen Kopfrande (orthognathe oder prognathe Insekten) auf dessen Ventralseite und an dieser verschieden weit nach hinten rücken kann (hypognathe Insekten). — Das von einigen älteren Autoren angenommene sekundäre Fehlen der Mundöffnung bei gewissen Insektenlarven mit saugenden Mundteilen (Neuroptera, Dytisciden) ist zuerst von Meinert (1879) und nach ihm von anderen Forschern als irrtümlich nachgewiesen worden. — Nach Graber sollen die Männchen mancher Blattläuse nach der Begattung bei der letzten Häutung ihren Darm verlieren.

Man kann auf Grund ihres histiologischen Aufbaus, ihrer verschiedenen Funktion und Entstehung zunächst drei Hauptabschnitte des Darmschlauches unterscheiden. Und wenn auch hinsichtlich der Entstehung noch immer die Kontroverse besteht, ob der Mitteldarm ektodermalen oder anderen Ursprungs sei, so läßt sich dessen ungeachtet die genetische Unterscheidung zwischen Vorder- und Enddarm einerseits und Mitteldarm andererseits deshalb aufrecht erhalten, weil der Bildungsmodus des mittleren Darmabschnittes ein anderer ist als der des End- und Vorderdarms, welche beide als Ektodermeinstülpungen entstehen (vgl. die Embryogenesis).

Sehr merkwürdige Verhältnisse weisen die Cocciden, Aphiden, Psylliden und Cicadiden auf (Fig. 153). Das Ende ihres Ösophagus ist mit dem Anfang des Mitteldarms verwachsen, und beide beschreiben eine Schraubenlinie, deren Drehungsrichtung sich in der Mitte umkehrt. Das vordere Ende des Mitteldarms bildet mit dem (mit ihm verwachsenen) hinteren Ende des Ösophagus eine Schlinge, deren hintere Partie in eine Tasche des Enddarms eingesenkt und dort mit ihm verwachsen ist (Mark, Witlaczil).

Der Bau der drei Darmabschnitte wird durch ihre Funktionen, diese letzteren werden z. T. wieder durch die Lage im Körper bestimmt.

Der Vorderdarm (Stomodaeum) ist das Zuleitungsrohr, welches die aufgenommene Nahrung dem verdauenden Abschnitt, dem Mitteldarm (Mesenteron) zuführt und zugleich Nebenfunktionen wie die Aufspeicherung und Erweichung der rohen Nährstoffe übernimmt. Dem Mitteldarm fällt die Aufgabe zu, die Nahrung chemisch zu verarbeiten, ihr eine Beschaffenheit zu geben, in welcher sie von den Darmzellen aufgesogen werden kann, die sie dann weiter an das die Darmwand rings umspülende Blut abgeben. — Der Enddarm endlich, welcher wenigstens in seinem vorderen Abschnitte wahrscheinlich auch noch resorbierend tätig ist, leitet die Reste zum After, wobei der Kot gleichzeitig bis zu einem gewissen Grade ausgetrocknet werden kann (Lepidopteren- u. Tenthrediniden-Larven) und seine häufig charakteristische Form erhält.[1])

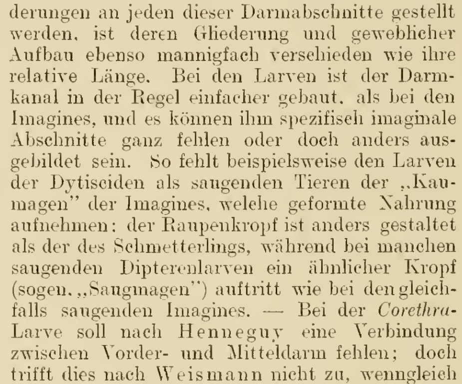


Fig. 153.
Darmkanal von *Psyllopsis fraxinicola* Först. Vergr. 160 : 1. (Witlaczil 1885.)
oe Oesophagus; *md* Mitteldarm; *Mg* Vasa Malpighii; *ed* Enddarm.

Wie am Vorderdarm der Kropf als Nahrungsspeicher, so kann am Enddarm als besonderer Kotspeicher ein Blindsack oder -schlauch (Coecum) in Gestalt einer mehr oder minder umfangreichen Ausstülpung der Wand entwickelt sein.

Da im Zusammenhange mit der Ernährungsweise natürlich auch sehr verschiedene Anforderungen an jeden dieser Darmabschnitte gestellt werden, ist deren Gliederung und geweblicher Aufbau ebenso mannigfach verschieden wie ihre relative Länge. Bei den Larven ist der Darmkanal in der Regel einfacher gebaut, als bei den Imagines, und es können ihm spezifisch imaginale Abschnitte ganz fehlen oder doch anders ausgebildet sein. So fehlt beispielsweise den Larven der Dytisciden als saugenden Tieren der „Kaumagen" der Imagines, welche geformte Nahrung aufnehmen; der Raupenkropf ist anders gestaltet als der des Schmetterlings, während bei manchen saugenden Dipterenlarven ein ähnlicher Kropf (sogen. „Saugmagen") auftritt wie bei den gleichfalls saugenden Imagines. — Bei der *Corethra*-Larve soll nach Henneguy eine Verbindung zwischen Vorder- und Mitteldarm fehlen; doch trifft dies nach Weismann nicht zu, wenngleich der larvale Vorderdarm recht eigentümlich gestaltet ist (s. später!). Die Speicheldrüsen der Odonaten erscheinen erst einige Zeit, bevor die Larve das Wasser verläßt. Die Malpighischen Gefäße sind kürzer und weniger zahlreich als bei der Imago, wofür die Apiden, Vespiden und Formiciden als Beispiele gelten mögen; bei den Termiten hat dagegen das fertige Insekt deren weniger als die Jugendform.

Der Darm der Larven zeigt manche Eigentümlichkeiten, welche als spezielle und erst mit Rücksicht auf die besonderen Bedürfnisse der Larven erworbene Anpassungen erscheinen. Besonders sei auf die Spinndrüsen und den Abschluß des Mitteldarms vom Enddarm hingewiesen. Bemerkenswert erscheint auch der Umstand, daß in der Regel bei den Larven der Mitteldarm der weit überwiegende Abschnitt

[1]) Während der Korrektur erschien eine Arbeit von S. W. Müller (Der Enddarm einiger Insektenlarven als Bewegungsorgan. Festschrift Spengel 1912, 3. Bd.) auf die hier verwiesen sei.

ist, unzweifelhaft im Zusammenhang damit, daß diese in erster Linie fressende (weil wachsende) Tiere sind, welche beträchtliche Nahrungsmassen im Interesse des Wachstums und der Aufspeicherung des Reservefettes zu verarbeiten haben. — Um Wiederholungen zu vermeiden, werden der Darm der Larve und der Imago hier nicht gesondert behandelt werden.

Der Vorderdarm (Praeintestinum, Stomodaeum) entsteht als ektodermale Einstülpung am Kopf (s. Embryologie). Man kann an ihm im allgemeinen folgende Abschnitte unterscheiden, welche indessen nicht überall entwickelt sein müssen und zu welchen noch besonders differenzierte Teile hinzukommen können:

1. Die Mundhöhle.
2. Den Pharynx.
3. Den Ösophagus.
4. Den Kropf (Ingluvies) als einfache Erweiterung oder als Ausstülpung der Wand.
5. Den „Kaumagen" (Proventriculus).
6. Den Sphincter-Abschnitt (Cardia).

Im allgemeinen wird man eine scharfe Grenze zwischen Mundhöhle und Pharynx kaum immer bestimmen können, und auch vom Ösophagus läßt sich der Pharynx nicht immer deutlich scheiden. Ebenso geht der Ösophagus vielfach unter allmählicher Erweiterung seines Hohlraumes und Umformung seiner Wand in den Kropf über. Der oft fehlende „Kaumagen" dagegen läßt selten Zweifel über seine Ausdehnung nach vorn und hinten, während sich der Sphincterabschnitt als Vermittler des Zusammenhanges mit dem Mitteldarm häufig nach vorn kaum scharf abgrenzen läßt. Trotzdem ist die angeführte Unterscheidung dieser Abschnitte keineswegs willkürlich, so wenig wie sie rein topographisch oder morphologisch ist; denn jedem dieser Teile fällt eine ganz bestimmte Aufgabe zu, der entsprechend er sich gestaltet hat, daher die Form jedes derselben um so deutlicher seine Leistung erkennen läßt, je schärfer sie sich mit Rücksicht auf diese Leistung ausgeprägt hat.

Im allgemeinen ist noch zu bemerken, daß in der Regel die Längsfaltenbildung des Vorderdarms einen vierteiligen oder viermal x-teiligen Querschnitt bedingt, welcher sehr deutlich namentlich am „Kaumagen" (Fig. 163) und oft auch am hinteren Ende des Stomodaeums vor dessen Übergang in den Mitteldarm zur Anschauung kommt. In vielen Fällen aber (sowie in bestimmten Teilen des Vorderdarms, z. B. im Kropf) tritt an die Stelle des vierteiligen Querschnittsbildes auch eine andere Form. So ist beispielsweise im Vorderdarm der *Anthrenus*-Larve fast überall eine gewisse Hexametrie nachweisbar (Möbusz 1897), welche auch von Dunnough (1909) am Ösophagus der Larve von *Chrysopa* sowie von Russ (1908) bei der Larve von *Anabolia laevis* Zett. (Trichoptera) beobachtet wurde; das Gleiche gilt auch für die Orthopteren.

Hinsichtlich der Funktion des Vorderdarms sei hier erwähnt, daß Möbusz (1897) und Mingazzini (1889) eine sekretorische Tätigkeit dieses Abschnittes annehmen, welche allgemein wohl nur dem Mitteldarm eigen ist. Im Stomodaeum soll ein alkalischer Speichel abgesondert werden, welcher Stärke in Zucker überführt. Kowalewsky fand nach Fütterung mit Lackmus den Vorderdarminhalt blau, den Mitteldarminhalt dagegen rot gefärbt. — Man darf wohl an einer Sekretion des Vorderdarms überall da mit Recht zweifeln, wo nicht Drüsen in seiner Wand entwickelt sind, wie z. B. bei manchen Coleopteren

(Scolytiden, Lamellicornia). Wo diese und besondere in den Darm mündende Speicheldrüsen fehlen, besteht die Möglichkeit, daß die im Vorderdarm vorgefundenen Sekrete in diesen aus dem Mitteldarm eingetreten sind.

1. Die Mundhöhle.

Die Mundhöhle wird von Henneguy und vielen anderen Autoren zum Pharynx gezogen, welcher meistens freilich nicht scharf gesondert erscheint; in diesen Fällen sind Pharynx und Mundhöhle identisch. Da jedoch, wo die Speicheldrüsen als gesonderte Organe in die Mundhöhle einmünden, wird man diese als besonderen ersten Abschnitt

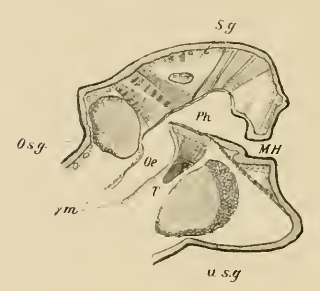


Fig. 154.
Längsschnitt durch den Larvenkopf mit Pharynxmuskulatur von *Chrysopa perla* L. Vergr. 60:1. (Mac Dunnough 1909.)

MH Mundhöhle; *Ph* Pharynx; *Oe* Oesophagus; *Osg* Oberschlundganglion; *Usg* Unterschlundganglion; *Sg* Stirnganglion; *T* Tentorium.

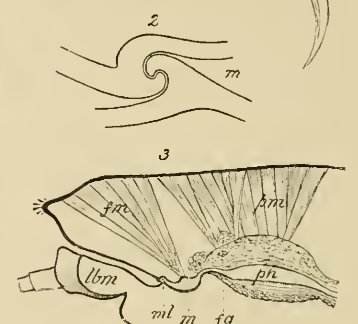


Fig. 155.
Bau des Mundes bei der Larve von *Dytiscus* (nach Burgess aus Henneguy 1904). Vergr.

1 Mandibeln. *2* Schnitt durch die Verschlußvorrichtung des Mundes; *m* Mund. *3* Längsschnitt durch den Mund und Pharynx; *lbm* Labium; *ml* Mundverschluß; *m* Mundhöhle; *ph* Pharynx; *fm*, *pm* musculi dilatatores.

des Stomodaeums vom Pharynx unterscheiden können, zumal wenn ihre Chitinauskleidung stärker ist und eine andere Struktur aufweist als im Pharynx. Man wird die vordere Grenze der Mundhöhle durch den Mundrand, die hintere ungefähr durch den Ansatz der vorderen Dilatatoren bestimmen können (Fig. 154); in anderen Fällen liegt zwischen Mundhöhle und Pharynx eine Einschnürung (Fig. 155). Beide Abschnitte sind deutlich gesondert z. B. bei der *Corethra*-Larve, den Lepidopterenraupen, den Dytiscidenlarven u. a.

2. Der Pharynx.

Dieser Abschnitt ist bei den saugenden Insekten mit Rücksicht auf seine besondere Aufgabe, flüssige Nahrung durch das Saugrohr einzupumpen, mit speziellen Mitteln für diesen Zweck ausgestattet (Burgers 1880). Bei den hypognathen Formen steigt er mehr oder minder steil aufwärts, um unter Bildung einer Biegung in den Ösophagus überzugehen.

Eine eingehende Schilderung seines Baus bei *Myrmeleon* und *Chrysopa* haben Meinert und Dunnough gegeben, auf deren Darstellung hier verwiesen sei. Wie bei diesen, ist auch bei der Larve von *Dytiscus* und *Cybister* der Pharynx zu einem Saugapparat umgebildet (Fig. 155), da diese Tiere mit Hilfe ihrer Mandibeln ihre Beute aussaugen. Seine Wirkung als Saugapparat beruht wesentlich auf der kräftigen Ausbildung der Dilatatoren, welchen die Ringmuskeln entgegenwirken, der Festigkeit und Elastizität der mehrfach geschichteten Intima und der stellenweise erheblich verdickten Basalmembran sowie der besonderen Bauart dieses Abschnittes (vgl. Fig. 156), dessen Querschnittsbild übrigens in verschiedener Entfernung vom Munde keineswegs das gleiche bleibt. An den einander gegenüberliegenden dorsalen und

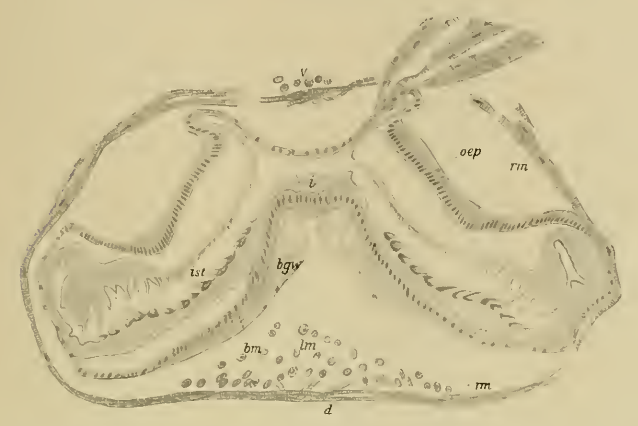


Fig. 156.
Querschnitt durch den Pharynx einer erwachsenen Larve von *Cybister*. Vergr. 75 : 1. (Deegener 1904.)
v Ventralseite; *d* Dorsalseite; *i* Intima; *ist* Intimastacheln; *bgw* Bindegewebe; *oep* Pharynxepithel; *rm* Ringmuskeln; *lm* Längsmuskeln; *bm* Basalmembran.

ventralen Wänden trägt die Intima kräftige Chitinzähne. In der Mundhöhle fehlen diese Zähne.

Bei allen saugenden Insekten wird die flüssige Nahrung durch die Tätigkeit der Dilatatoren eingepumpt, und die Epithelwand selbst nimmt eine diese Funktion unterstützende Gestalt an. So finden wir beispielsweise bei den Lepidopteren eine Klappe zwischen Pharynx und Mundhöhle und eine zweite zwischen Pharynx und Ösophagus. Diese Klappen regulieren in leicht erkennbarer Weise bei der Dilatation und Kompression des Pharynx durch die Muskulatur seiner Wand den Eintritt der flüssigen Nahrung und deren Abfluß nach hinten. Bei rascher Pumparbeit der Muskeln und entsprechender Schließung und Öffnung der Klappen tritt ein nahezu kontinuierlicher Nahrungsstrom durch den Rüssel in den Vorderdarm ein.

Der Pharynx der *Corethra*-Larve ist ziemlich lang und reicht als muskulöser, anfangs weiter, dann verengter Schlauch bis zum Ende

des zweiten Leibessegmentes (Leydig, Weismann). Er endet mit einer rundlichen Anschwellung, deren Intima mit vorwärts gerichteten, feinen, starren Borsten versehen ist. Die Bedeutung dieses Apparates besteht darin, daß er die unzerkleinert verschluckte Nahrung (kleine Crustaceen und Insektenlarven) mit seinen fischreusenartig gestellten Borsten zurückhält. Unter der Einwirkung einer hierstattfindenden Vorverdauung wird das Beutetier farblos und durchsichtig und seiner verdaulichen Bestandteile beraubt, die dann als gelbrote oder braungelbe Flüssigkeit allmählich durch den Ösophagus in den Mitteldarm wandern. Dieser Prozeß der Auflösung ist um so merkwürdiger, als der verdauende Abschnitt nur aus Ringmuskeln und Intima besteht, während sezernierende Zellen fehlen. Das auflösende Sekret stammt aus den Speicheldrüsen (?D.), welche mit gemeinsamem Ausführungsgang ganz vorn in die untere Wand des Schlundes einmünden (Weismann 1866). Der Pharynx hat ferner noch die Aufgabe, die unverdaulichen Reste zu entfernen, und tut dies, indem er sich durch den Mund vollständig ausstülpt und dann in Form eines langen Rüssels erscheint, an dessen Spitze die nach außen gekehrten Borsten liegen (Leydig, Weismann).

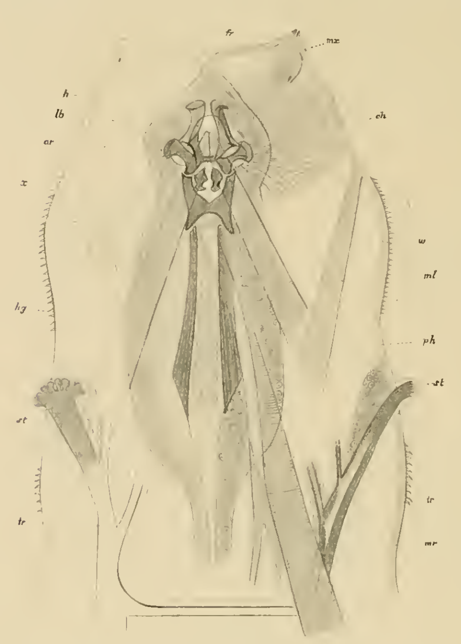


Fig. 157.

Larve von *Calliphora vomitoria* L. nach der ersten Häutung, Ventralansicht der vorderen Segmente. Vergr. ca. 150:1. (Weismann 1864.)

ph Pharynx; *mr* dessen Retraktoren; *lb* Unterlippe; *ml* deren Retraktoren; *fr* frenulumartige Übergangsstelle des Schlundkopfes in das Epiderm; *hg* Hakengestell; *x* das x-förmige Mittelstück; *ar* Articulationsstück der Haken (*h*); *st* die neu entstandenen vorderen Spiracula; *tr* Tracheenstämme; *ch* fächerförmig vom Mundwinkel ausstrahlende, federartige Leisten der Chitincuticula: *w* mit Stacheln besetzter vorderer Rand des zweiten Segmentes; *mx* verkümmerte Maxillartaster.

Eine besondere Beschaffenheit nimmt der Pharynx der Muscidenlarven an und zwar im engsten Zusammenhange mit dem Fehlen des Kopfes und seiner Anhänge. Der Schlundkopf hat die Form eines zylindrischen nach vorn und hinten etwas zugespitzten Kolbens (Fig. 157), dessen Intima sich zu Stäben und Platten verdickt und den Haken-

apparat bildet, an welchem sich folgende Teile unterscheiden lassen: 1. das Gestell; 2. der zahnartige unpaare Haken; 3. die paarigen, seitlich vom Munde gelegenen Haken. Das Gestell besteht aus einem dorsalen, zweizinkig gabelförmigen und einem ventralen Stück in Form zweier senkrecht gestellter, nach hinten zugespitzter Platten, die nicht durch einen Querast verbunden sind, sondern je durch einen platten Fortsatz nach oben in die dorsale Gabel übergehen. Nur die beiden ventralen Chitinplatten vermitteln den Zusammenhang mit dem vorderen Teil des Hakenapparates, indem sie, nach vorn verlängert, ganz allmählich in die normale Intima übergehen. Ein schmaler Chitinstreif setzt sich von ihnen bis in die Schenkel des unpaaren medianen Zahnes fort, welcher Ähnlichkeit mit einer Dolchklinge hat, flach und zweischneidig ist und scharfe Ränder sowie eine scharfe Spitze besitzt. Er kann mit Hilfe des Gestelles weit aus dem Munde herausgeschoben und wieder zurückgezogen werden. Zuerst wird er von der Larve zum Aufritzen der Eihüllen bei dem Ausschlüpfen benutzt, später zum Einbohren in weiche Massen, von welchen sich das Tier ernährt. Der Schlundkopf und sein Gerüst werden durch mächtige Muskeln bewegt. Der unpaare mediane Zahn wird, wie der ganze Hakenapparat, bei der ersten Häutung abgestoßen, aber nicht wieder ersetzt. Die übrigen Teile des Hakenapparates bilden sich in anderer Form wieder (näheres siehe Weismann 1864).

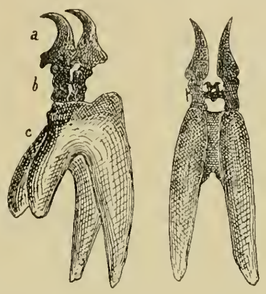


Fig. 158.
Links Profil-, rechts Vorderansicht des Hakenapparates der Larve von *Lucilia regina* Meigen. Vergr. (Guyénot 1907.)
a Haken; *b* Mittelstück; *c* hintere Partie.

Im engsten Zusammenhange mit seiner abweichenden Verwendung verhält sich der Hakenapparat bei der Larve von *Ephydra riparia* Fall. anders als bei *Musca*. Bei der jüngsten Larve ist wie bei *Musca vomitoria* L. ein mittlerer Zahn vorhanden, der während der weiteren Entwicklung abgestoßen wird, doch so, daß von seinen beiden Schenkeln die größten Teile zurückbleiben und zu starken Leisten werden, welche die neu hinzukommenden paarigen Mundhaken mit den Pharyngealplatten verbinden. Bei *Ephydra* sind die Mundhaken ausschließlich in den Dienst der Nahrungsaufnahme getreten und haben daher eine dorsale Lage bekommen; sie konnten es, weil die Larve in ihren Abdominalfüßen besondere Lokomotionsorgane besitzt. Bei *Musca* dagegen stehen die Mundhaken fast ausschließlich im Dienste der Lokomotion und haben eine mehr ventrale Lage (Trägårdh 1902).

Der Haken- oder Pseudomandibular-Apparat der Larve von *Lucilia regina* Meigen (Fig. 158) besteht aus zwei paarigen und einem unpaaren Stück mit vier hinteren Verlängerungen (zwei dorsalen, zwei ventralen). Die beiden mittleren Stücke sind durch eine Querbrücke verbunden. Die Form dieser Teile ist aus der beigegebenen Figur ersichtlich.

3. Der Ösophagus.

Seine Länge und Stärke sowie der Bau seiner Wand sind von der Ernährungsweise abhängig. Im allgemeinen ist sein Durchmesser

bei denjenigen Insekten, welche von festen Stoffen leben, größer als bei den saugenden. Der Ösophagus scheint auch da, wo sich der Darm bei beträchtlicher Länge in mehrere Windungen legt, fast immer gerade gestreckt zu sein, ein Verhalten, das sich wohl z. T. aus dem Raummangel in derjenigen Leibeshöhlenpartie erklärt, welche er durchsetzt; denn die thorakale Leibeshöhle, welcher er hauptsächlich angehört, ist bei den Imagines durch die Muskulatur namentlich der Flügel stark eingeengt. Dennoch kann bei Larven eine Schlängelung dieses Darmabschnittes eintreten, wie z. B. die *Corethra*-Larve lehrt, deren Ösophagus ein mehr oder minder gewunden verlaufendes, dünnes Rohr darstellt und unter schwacher Andeutung eines Proventriculus in den Mitteldarm übergeht (Weismann 1866). Bei manchen Larven (*Anthrenus*, *Lasius flavus* Deg. u. a.) ist der walzenrunde Ösophagus ein einfaches, überall gleichkalibriges Rohr, bei der Raupe von *Malacosoma castrense* L. hat er die Form einer Flasche (Fig. 159). — Man kann den Ösophagus da beginnen lassen, wo die Dilatatoren des Pharynx verschwinden.



Fig. 159.
Medianer Längsschnitt durch den Vorderdarm einer erwachsenen Raupe von *Malacosoma castrense* L. Vergr. 10:1. (Deegener 1908.)
Mh Mundhöhle und Pharynx; *Rf* Ringfalte an der vorderen Grenze des Ösophagus; *Oes* Ösophagus; *Md* Mitteldarm; *x* in den Mitteldarm eingestülpte Kropfpartie; *i* Imaginalring. — Schema.

4. Der Kropf (Ingluvies, Jabot).

Der Kropf, ein spezialisierter und nicht überall entwickelter Teil des Ösophagus verhält sich ebenfalls verschieden. Er bildet entweder eine einfache allseitige Erweiterung des Ösophagus von wechselnder und oft beträchtlicher Längenausdehnung. Seine Wand wird infolge einer mehr oder minder reichen Faltenbildung in viel höherem Grade dehnungsfähig als die des übrigen Vorderdarms, ein Verhalten, welches bei den kauenden Insekten die Regel bildet, sofern ein als Kropf zu unterscheidender Abschnitt überhaupt ausgebildet ist. Doch kommt diese Kropfform auch bei saugenden Insektenlarven (*Chrysopa*) und Imagines (Hymenoptera) vor. — Im zweiten Falle bildet er eine einseitige Aussackung der Ösophaguswand (*Gryllotalpa*, Neuroptera pr. p., Philopteridae [Mallophagen]) und stellt dann bei saugenden Insekten den sogenannten „Saugmagen" her (Lepidopteren-Imagines exklus. Micropterygiden, viele Tineiden, Hepialiden, Saturniiden, Cossiden, Psychiden; Dipterenlarven und -Imagines). Bei den Zygaeniden ist der Kropf, der mit breiter Basis dem Vorderdarm aufsitzt, ein doppelter (Petersen).

Die Bezeichnung „Saugmagen" sollte man als irreführend fallen lassen; denn sie erweckt leicht die falsche Vorstellung, daß diese Darmaussackung aktiv das Einsaugen der Nährflüssigkeit bewirke, eine Tätigkeit, welche in Wirklichkeit dem Pharynx zufällt. Der Kropf dient tatsächlich nur der vorläufigen Aufspeicherung der Nahrung und zwar in der Regel zum sofortigen Verbrauch; er setzt das Tier instand, mehr Nahrung aufzunehmen, als es zur Erhaltung seiner Lebensfunktionen

für den Augenblick bedarf. Der Wert dieser Einrichtung ist leicht zu erkennen, wenn man berücksichtigt, daß die Hexapoden häufig bei ungünstigem Wetter tagelang keine Gelegenheit zur Aufnahme von Nahrung finden (Lepidopteren, Hymenopteren, Dipteren) und daher die günstige Gelegenheit zu reichlicher Nahrungsaufnahme tunlichst ausbeuten oder als gefräßige Raubtiere mit großem Nahrungsbedürfnis (Carabiden, Dytisciden, Megaloptera u. a.) die sich findende Beute möglichst vollkommen ausnutzen müssen. Der Kropf scheint indessen gewöhnlich nicht als Speicher für ein bestimmtes Nahrungsquantum zu dienen, von welchem für den jeweiligen Bedarf entsprechende Portionen in den Mitteldarm übergeführt werden, während der Rest für künftigen Bedarf aufgespart wird; vielmehr dürfte der ganze Kropfinhalt ohne längere Pause in einem Zuge verdaut werden, indem sofort ebensoviel von ihm in den Mitteldarm nachfließt, wie durch dessen Tätigkeit verarbeitet und an den Enddarm oder an das Blut abgegeben worden ist. In dieser Weise findet wenigstens bei *Dytiscus* (Imago) die Verdauung statt (Deegener 1910). Als Speicher für nahrungsarme Zeiten kommt dann nicht der Kropf, sondern der Fettkörper in Frage.

Vielfach erfahren schon im Kropfe die Nährstoffe eine Erweichung und teilweise Verflüssigung, werden also in ihm einer Vorverdauung unterworfen.

Der einfache Kropf, welcher nichts weiter ist als eine allseitige Erweiterung des hinteren Ösophagusabschnittes findet sich hauptsächlich bei Orthopteren, Dermapteren und Coleopteren. Auch bei den Apiden ist er nach diesem Typus gebaut und insofern für die Angehörigen dieser Familie von Bedeutung, als in ihm der in Honig verwandelte Blütennektar vorläufig aufgespeichert wird. Übrigens wird der aufgesogene Zucker nicht (oder doch nur in geringem Maße) im Kropfe invertiert, sondern das hierbei tätige Ferment erweist sich hauptsächlich im Ösophagus als wirksam und dürfte nicht der Kropfwand, sondern den Speicheldrüsen entstammen. — Dieses auf Rohrzucker wirkende Ferment ist natürlich nicht ausschließlich den Bienen eigen, sondern wurde auch bei anderen Insekten nachgewiesen (*Vespa*, Dipteren, viele Lepidopteren, *Cicada*, Raupe von *Carpocapsa pomonella* L.); es fehlt dagegen der Seidenraupe [*Bombyx mori* L.], der Larve von *Musca carnaria* L. und zeigt eine schwache Wirkung bei *Carabus*, *Dytiscus*, *Melolontha*, *Blaps*, *Hydrophilus*, *Notonecta* (Axenfeld 1903).

Fig. 160.
Darm von *Pieris brassicae* L., Imago (nach Hayek aus Rebel 1910).
R Rüssel; *Sp* Speicheldrüse; *VM* Kropf; *Mi* Mitteldarm; *Ma* Vasa malpighii; *E* Enddarm mit Coecum.

Als meist rechtsseitig entwickelter Sack tritt der Kropf bei *Myrmeleon* und *Hemerobius* auf, jedoch ohne schon jene Ausdehnung zu

gewinnen, die er bei den meisten Lepidopteren (Fig. 160) und Dipteren erreicht. An dieser Kropfform in ihrer vollendetsten Entwicklung kann man das blinde aufgetriebene Ende als eigentliches Nahrungsreservoir von dem mehr oder minder langen und engen Kanal unterscheiden, welcher als Stiel den Hohlraum des Anhanges mit dem Darmlumen in Verbindung setzt. Man darf wohl vermuten, daß dieser gestielte Kropf stammesgeschichtlich aus einer ähnlichen Bildung hervorgegangen ist, wie sie *Gryllotalpa* und die genannten Neuropteren besitzen, d. h. aus einer einseitigen Aussackung der Ösophaguswand, welche schließlich die Gestalt des gestielten Kropfes annahm.

Bei vielen Lepidopteren, welche im Imaginalzustande keine Nahrung mehr aufnehmen, jedoch auch bei langlebigen Arten, welche häufig saugen, enthält der Kropf oft nur Luft, welche vielleicht in manchen Fällen zur Herstellung eines aerostatischen Apparates aufgenommen wird (Adelidae, Zygaenidae). — Zuweilen fehlt der Kropf da ganz, wo die Mundwerkzeuge verkümmert sind (Saturniiden, Cossiden, Psychiden) und auch bei manchen Asiliden und Oestriden soll er nicht entwickelt sein (Brauer). Einige Autoren sind dafür eingetreten, daß schon im Kropfe eine teilweise Resorption stattfinde, wogegen die wohl zweifellos oft für Flüssigkeiten durchlässige, dünne Intima nicht sprechen würde. In manchen Fällen aber erreicht die Kropfintima eine so beträchtliche Stärke (Fig. 161), daß man kaum noch an ihre Durchlässigkeit für flüssige Nährstoffe zu glauben geneigt ist; doch würde auch hier das Experiment das letzte Wort zu sprechen haben. Nach Petrunkewitsch (1889) wäre sogar im Kropfe die Nahrungsaufnahme am intensivsten; nach Verfütterung von Fett treten in seinen Cuticularzellen zahlreiche Fetttropfen auf, und Karminfütterung scheint die Resorptionsfähigkeit dieses Abschnittes zu beweisen. Ob er bei allen Insekten diese Fähigkeit besitzt, würden künftige Untersuchungen zu lehren haben, die auch Petrunkewitsch's Angaben nachzuprüfen hätten.

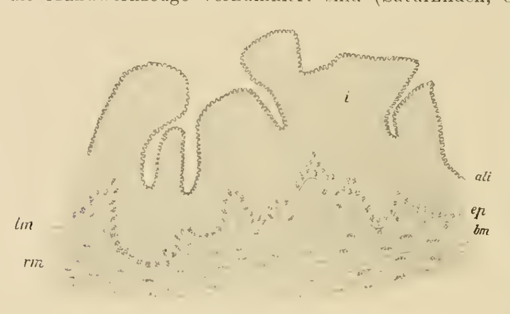


Fig. 161.
Teil eines Querschnittes durch den Kropf von *Cybister*, Imago. Vergr. 125 : 1. (Deegener 1904.)
i Intima; *ali* innerste Intimalamelle; *ep* Kropfepithel; *bm* Basalmembran; *rm* Ring-, *lm* Längsmuskeln.

5. Der „Kaumagen" (Proventriculus).

Daß dieser Darmabschnitt, der vorwiegend bei den Insekten, welche harte Stoffe (Grylliden, Scolytiden) oder andere Tiere verzehren (Odonata, Mantidae, Locustidae, Carabidae, Dytiscidae, Formicidae, Panorpata) entwickelt ist, seinen deutschen Namen mit Recht führe, ist schon von Goldfuß (1843) für die Orthopteren, von Emery für

die Ameisen sowie von Plateau u. a. bezweifelt worden. Auf Grund der Kenntnis des feineren Baues dieses Proventriculus (s. S. 246) wird man in vielen Fällen zunächst geneigt sein, ihn für einen Zerkleinerungsapparat zu halten; dafür spricht seine mächtige Muskulatur, seine feste Chitinauskleidung und die Form seiner gegeneinander wirkenden Falten (Fig. 163). Plateau fand indessen, daß eine Zerkleinerung der Nahrung im „Kaumagen" nicht stattfinde, daß also dieser Abschnitt nichts anderes sei als ein hoch entwickelter, kompliziert gestalteter Sphinkter, welcher die Aufgabe habe, die Nahrung längere Zeit im Kropfe zurückzuhalten, damit sie von verdauenden Flüssigkeiten vollkommener durchtränkt werde. Nach Plateau würde also der Proventriculus wesentlich nur den Übertritt der Nahrung in den Mitteldarm regulieren. — Sedlaczek (1902) tritt dafür ein, daß der „Kaumagen" (der Scolytiden) weder ein Kau- noch ein Siebeapparat sei, sondern daß er das Schlingen fördere und diese Aufgabe ihm da zufalle, wo, wie bei den Imagines im Gegensatz zu den kaumagenlosen Larven, keine kontinuierliche Nahrungszufuhr stattfindet, die Nahrung also auch nicht durch stets neu zugeführte Massen nach hinten geschoben wird. Diese Weiterbeförderung des Darminhaltes bei diskontinuierlicher, auf längere Zeit unterbrochener Nahrungszufuhr falle dem Proventriculus zu.



Fig. 162.
Längsschnitt durch die Cardia einer 10 Tage alten Puppe von *Anabolia*; die Puppenintima ist nicht gezeichnet. Vergr. 240 : 1. (Russ 1907.)

O oral; *A* anal; *Oep* Oesophagusepithel; *ist* Intimastacheln; *lm* Längsmuskeln; *mu* Muskulatur; *i* imaginale Intima; *Km* Regenerationszellnester; *BM* Basalmembran; *rm* Ringmuskeln; *mep* Mitteldarmepithel; *x* Grenze zwischen Vorder- und Mitteldarm.

Bei der großen Verschiedenheit der Ausrüstung des „Kaumagens" erscheint die Annahme übrigens kaum berechtigt, daß seine Aufgabe in allen Fällen dieselbe sein müsse.[1])

[1]) Neuerdings kommt Ramme (Manuskript 1910) zu folgender Beurteilung des „Kaumagens": Der Proventriculus ist in keinem Falle harte Nahrungsbestandteile zu zerkleinern imstande, wie Chitin, Mineralpartikel usw.; er trituriert nicht einmal Muskelfasern und hat überhaupt nicht die Aufgabe, eine nachträgliche Zerkleinerung zu bewirken. Die Bezeichnug „Kaumagen" ist also unzutreffend. Bei allen von Ramme untersuchten Insekten findet ein Übertritt von Mitteldarm-

Ein dem Proventriculus vielleicht entsprechender Abschnitt findet sich auch bei manchen Larven; so fand Russ (bei Trichopteren) die Intima der hinteren Gegend des Vorderdarms mit Gruppen von spitzen, rückwärts gewendeten Zähnchen besetzt; auf diesen Abschnitt folgt dann erst der Sphinkter (Cardia) mit zähnchenfreier Intima. Bei der Imago nimmt dieser und der folgende Abschnitt die in Fig. 162 dargestellte Form an. Hinsichtlich der Einzelheiten muß auf die Arbeit von Russ (1907) verwiesen werden (s. auch Miall und Denny 1886).

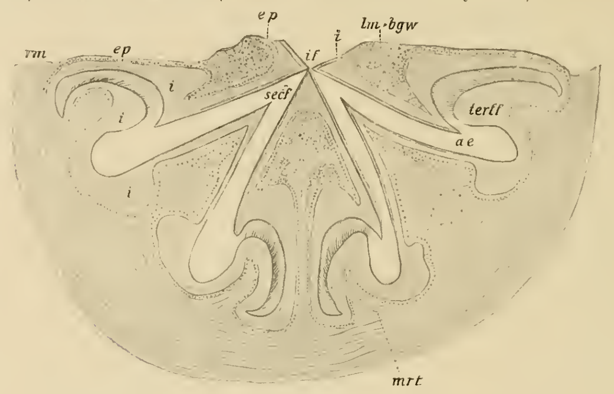


Fig. 163.
Querschnitt durch den Proventriculus von *Cybister*. Vergr. 38 : 1. (Deegener 1904.)
rm Ringmuskeln; *mrt* spezielle Muskeln für die Tertiärfalten; *i* Chitinintima; *ep* Epithel; *if* innere Falten (Hauptleisten); *secf* Secundärfalte; *tertf* Tertiärfalte; *ae* Darmlumen; *lm*, *bgw* Längsmuskeln und Bindegewebe.

Wir wollen im Folgenden einige Kaumagenformen kurz besprechen. Bei der *Chrysopa*-Imago besitzt der Proventriculus die gewöhnliche starke Ringmuskulatur und bildet acht Längsfalten. Er besteht aus zwei Abschnitten; der vordere (Cuénot's „filtre oesophagienne") hat zwischen den acht Hauptfalten ebensoviele Nebenfalten; erstere sind mit starken Chitinborsten ausgestattet und zwischen ihren Wänden von Längsmuskeln durchzogen, welche den letzteren fehlen. Die Intima ist stark und von dunkelbrauner Farbe. Dem hinteren Abschnitt fehlen die Intimaborsten und Nebenfalten; seine Epithelschicht ist höher als die des vorderen Teiles (McDunnough 1909).

---

sekreten oder Sekreten der Coeca in den Proventriculus und den Kropf statt. Der Proventriculus von *Macrodytes* (*Dytiscus*) hält alle unverdaulichen Bestandteile (Chitin usw.) zurück, und der Käfer gibt diese nach Auflösung der übrigen Nahrung mittels der in den Kropf gelangten Mitteldarmsekrete durch Erbrechen von sich. Bei *Carabus*, der nur schon vor der Aufnahme verflüssigte Nahrung genießt, spielt der Proventriculus, wie schon sein Bau vermuten läßt, eine ganz untergeordnete Rolle. Im Gegensatze zu *Macrodytes* passieren bei den von Ramme untersuchten Orthopteren alle Nahrungsbestandteile den ganzen Darm, ‚und der Proventriculus vermittelt nur einerseits den Übertritt der Mitteldarmsekrete in den Kropf und bewirkt andererseits eine gründliche Vermischung des Nahrungsbreies mit den Sekreten und ihre allmähliche Überführung in den Mitteldarm (*Mantis*, Blattiden, Locustiden, Grylliden). — Näheres siehe Ramme (Vorl. Mitt. i. Zool. Anz. Bd. XXXVIII, No. 13, 1911).

Besonders zierlich und kompliziert ist der Proventriculus bei den Dytisciden (Fig. 163) entwickelt, deren Larven er vollständig fehlt, um erst während der Puppenperiode zur Entfaltung zu kommen. Hinsichtlich seiner Entwicklung und seines feineren Baus sei auf meine Mitteilung (1904) verwiesen.[1]) Der in Fig. 163 wiedergegebene Querschnitt trifft den „Kaumagen" ungefähr in seiner Mitte und zeigt dessen ausgesprochen vierteiligen Bau. Wir unterscheiden 1. vier Hauptleisten, welche bis zur Achse des Darms reichen und im Querschnitt die Form von Pfeilspitzen haben; ihr Chitin ist glatt und hart und an den gegeneinander gewendeten Kanten messerscharf und von brauner Eigenfarbe. — 2. Vier sekundäre Leisten, welche zwischen den Hauptleisten liegen und etwas niedriger sind als jene. — 3. Tertiäre Leisten, zwischen den Haupt- und sekundären Leisten gelegen; sie sind zu 2 mal 4 entwickelt, und ihre dicke Intima ist an der Seite, welche sich der gleichfalls mit Börstchen besetzten Wand der Hauptleisten zuwendet, mit langen Chitinborsten ausgestattet. — Wenn man sich die Wirkung der außerordentlich mächtigen Ringmuskeln vergegenwärtigt, wird man zunächst ebensowohl einen wirksamen Zerkleinerungsapparat wie eine sehr sicher wirkende Verschlußvorrichtung in diesem Kaumagen zu erblicken geneigt sein. — Bei den Carabiden findet sich ein ganz ähnlicher Proventriculus wie bei den ihnen verwandten Dytisciden (Fig. 164).

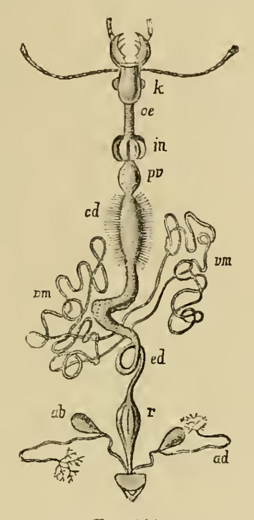


Fig. 164.
Darmtractus von *Carabus auratus* L. (nach Dufour aus Henneguy 1904).
k Kopf und dessen Extremitäten; *oe* Oesophagus; *in* Kropf; *pv* Proventriculus; *cd* Mitteldarm; *vm* Vasa malpighii; *ed* Dünndarm; *r* Rectum, *ad* Analdrüsen mit *ab* Reservoir. — Vergr.

Bei den Scolytiden scheint das braune Chitingerüst des Kaumagens durch dessen kräftige Muskulatur hindurch. Er liegt in der Prothorakalregion und hat entweder überall gleichmäßige Breite oder ist (manche Hylesinen) im hinteren Teile stärker oder (manche Tomicinen) nach hinten verjüngt. Der Bau des Chitingerüstes ist bei den einzelnen Gattungen und Arten verschieden. Bei den Hylesinen ist der Proventriculus an seiner ganzen Innenfläche durch parallele Chitinleisten und Reihen dicht gestellter Zähnchen fein gestreift, während bei Scolytinen und Tomicinen der obere Teil ungestreift ist, da er aus Platten besteht, welche entweder mit kleinen Zähnchen spärlicher besetzt sind (Scolytinen) oder nur wenige Hervorragungen gegen das innere des Darms (Tomicinen) besitzen (Sedlaczek 1902).[2])

Bei den Odonaten (Imagines) sind die Zähnchen der Intima je nach der Art in 4, 8, oder 16 Feldern angeordnet. Auch die Larven

[1]) Sowie auf die inzwischen erschienene Arbeit von Rungius (Zeitschr. f. wiss. Zool. 1911, Bd. 98).

[2]) Vergl. auch die während der Drucklegung publizierte Abhandlung von Nüsslin (Phylogenie und System der Borkenkäfer. Zeitschr. f. wiss. Insektenbiologie 1911, Bd. 7).

besitzen schon den „Kaumagen", dessen Innenwand mit scharfen chitinösen Kanten oder (*Calopteryx*) mit chitinösen Fasern ausgestattet ist.

Die Plecopterenlarven besitzen einen mit einem Ringe vorspringender Zähne besetzten Proventrikel, welcher bei der Häutung zur Imago verloren geht. Am Grunde dieses Abschnittes befinden sich je nach der Art sechs bis acht Blindsäcke.

Der „Kaumagen" der Blattiden ist sechsteilig gebaut und trägt an seiner Intima sechs ringförmig angeordnete, kräftige Zähne, zwischen welchen sich 12 flache Leisten befinden. Auch bei den Mantiden[1]) ist er hexagonal und von recht kompliziertem Bau. Den Phasmiden fehlt dieser Darmabschnitt ebenso wie den Acridia, ist indessen bei den Locustiden gut entwickelt und mit sechs aus drei Reihen von Zähnchen zusammengesetzten Chitinstreifen ausgerüstet, zwischen welchen stets sekundäre Leisten verlaufen. Zwischen den Zähnchen stehen zahlreiche

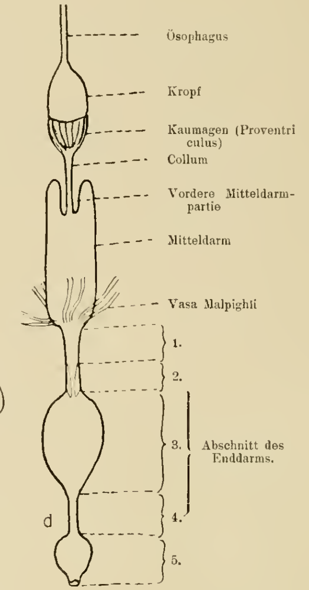


Fig. 165.
a Darmtractus einer Imago von *Eutermes chaquimayensis* Holmgr.; *b* eines Arbeiters; *c* eines Soldaten derselben Art; *d* Schema des Termitendarms. (N. Holmgren 1909.)

steife Borsten. — Recht kompliziert und gleichfalls sechsteilig stellt sich der Kaumagen bei den Grylliden dar.

Der Proventriculus der Termiten, der sich breit an den Kropf anschließt (Fig. 165) enthält höhere, stärker chitinisierte Leisten, welche mit schwächeren abwechseln (Holmgren). Bei den Mallophagen (*Menopon, Trinotum, Tetrophthalmus*) fand Grosse (1885) am Ende des Kropfes in kreisförmiger Anordnung eine Gruppe von langen, platten, dicht gestellten, retroversen Zähnen. Durch diese wird bei gleichzeitiger

[1]) Vgl. Ramme, dessen Abhandlung voraussichtlich 1912 als Dissertation erscheint.

Muskelkontraktion der Eingang in den Mitteldarm gesperrt und so ein Entweichen der gefressenen Federteilchen aus dem Kropfe in den Mitteldarm verhindert, bevor sie gehörig erweicht sind (Grosse).

Bei den Vespiden bilden die dicken muskulösen Wände nach innen vier Längswülste (Fig. 166), welche vorn eine kreuzförmige Mündung in den Kropf begrenzen. Die chitinösen Borsten stehen an den Rändern hexagonaler Krypten von geringer Tiefe (Bordas 1905).

Interessant ist die Tatsache, daß auch manche Lepidopterenraupen einen Proventriculus besitzen. Bei der Larve von *Galleria mellonella* L. ist er mit großen Chitinzähnen ausgestattet. Metalnikoff (1908) hält ihn für einen Triturationsapparat.

Auch bei saugenden Insekten kann ein Proventriculus entwickelt sein, wie die Siphonapteren lehren. Bei *Pulex canis* Curt. fand nach anderen Forschern Lass (1905) diesen auch äußerlich deutlich erkennbaren Abschnitt (Fig. 167) mit langen, in das Lumen hineinragenden, schwach gebogenen und nach hinten gerichteten, im Querschnitt sechskantigen Zähnchen und mit kräftiger Muskulatur ausgestattet. Er mündet trichterförmig in den Mitteldarm. Ferner besitzt die saugende *Sisyra*-Larve einen Proventriculus von allerdings nur schwacher, aber doch vollkommen deutlicher Ausbildung (Lampe 1910, Manuskript).

Um einen Triturationsapparat kann es sich hier natürlich nicht handeln.

Fig. 166.
Kropf und Proventriculus von *Vespa crabro* L.; vergr. (Bordas-Schroeder 1905.)
Kropf längs durchschnitten (*J*); *R* Innenfalten der Kropfwand; *C* Lumen des Kropfes; *G* Proventriculus; *o*, *m* Chitinleisten, *m* deren äußere Partie (Basis); *p* Pedunculus; *Im* Mitteldarm; *v* Lumen. (Halbschematisch.)

6. Der Sphinkterabschnitt (Cardia).

Als solcher wäre in manchen Fällen der „Kaumagen" seiner Funktion nach zu bezeichnen; aber auch da, wo der Proventriculus deutlich entwickelt ist, geht seine hintere Grenze nicht unmittelbar in den Mitteldarm über, sondern zwischen beide schiebt sich noch ein kurzer Vorderdarmabschnitt ein, welcher mehrere (meistens wohl vier) Längsfalten bildet, und dessen Ringmuskulatur einen festen Verschluß seines engen Lumens ermöglicht, indem sie die freien Faltenkanten gegeneinander preßt. Wo dieser Abschnitt auf den Proventriculus folgt, ist er als Verschlußapparat (Sphinkterabschnitt, Cardia) von diesem zu sondern. Dieses Ende des Vorderdarms entspricht derjenigen Stelle, an welcher bei den Larven die „imaginalen" Zellen liegen (Imaginalring der Autoren), d. h. jene embryonalen Zellen, welche bei jeder Häutung in Tätigkeit treten, sich teilen und so das Wachstum des Vorderdarms wenigstens zum großen Teil (jedoch in manchen Fällen nicht ausschließlich) bewirken (z. B. Lepidopterenlarven, Larve von *Lasius flavus* Deg., *Cybister* u. v. a.). Bei den Termiten kann dieser Ab-

schnitt eine ziemlich beträchtliche Länge erreichen (Holmgren's „Collum") und ist im Querschnitt dreiteilig.

Oft hängt, wo der Proventriculus fehlt, der Endabschnitt des Stomodaeums mehr oder minder tief in den Mitteldarm hinein, indem er eine starke einfache Ringfalte bildet (Anton Schneider's „Rüssel"), ein Verhalten, welches bei zahlreichen Hexapoden von vielen Autoren beobachtet worden ist. In diesem Falle reguliert das hintere Vorderdarmende nicht mehr den Übertritt der Nahrung in den Mitteldarm und kann um so weniger als Sphinkter bezeichnet werden, als seine Muskulatur nicht stärker, ja häufig schwächer entwickelt ist als die des übrigen Vorderdarms.

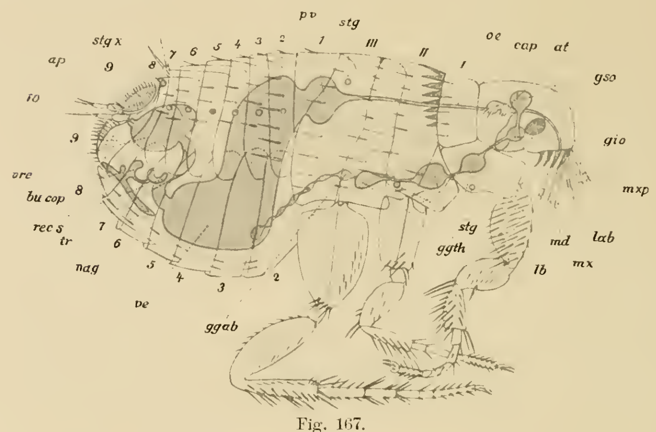


Fig. 167.

Pulex canis Dugès. ♀. Vergr. (Lass 1905.)

gio Unterschlundganglion; *gso* Gehirn; *at* Antenne; *cap* Kopf; *oe* Oesophagus; *stg* Spiraculum; *pv* Proventriculus; *op* Appendices abdominales; *vre* Rectalblase; *bu cop* Bursa copulatrix; *rec s* Receptaculum seminis; *tr* Dünndarm; *vag* Vagina; *ve* Mitteldarm; *ggab* abdominales Ganglion; *ggth* Thoracalganglion; *lb* Labium; *md* Mandibel; *mx* Maxille; *lab* Labrum; *mxp* Palpus maxillaris. — *I—III* die Thoraxsegmente; *1—10* Abdominalsegmente.

Bei der Larve von *Anabolia* hat nach Russ (1908) der Verschlußapparat die Form einer gelappten doppelten Ringfalte, welche zipfelartig in den Mitteldarm hineinragt und mit kräftiger Muskulatur ausgestattet ist.

Es wurde schon eingangs erwähnt, daß nicht alle von uns angeführten Teile am Vorderdarm jedes Insekts konstatiert werden können, wie einige Beispiele zeigen mögen. Bei der Larve von *Lasius flavus* Deg. ist das Vorderdarmrohr kurz, zylindrisch, schwach und dünn und in seiner ganzen Ausdehnung von gleichem Kaliber (Fig. 168). Der Pharynx unterscheidet sich vom Ösophagus durch seinen x-förmigen Querschnitt und den Besitz radiärer Muskeln, die sich einerseits an seine Intima, andererseits an das Chitin der Haut ansetzen. Wo die lange, in den Mitteldarm hineinhängende Ringfalte in das Epithel des Mitteldarms übergeht, liegt der Imaginalring (Karawaiew 1898). — Ebenso einfach stellt sich das Stomodaeum bei der *Anthrenus*-Larve, der *Dermestes*- und *Attagenus*-Larve dar (Möbusz 1897). Kaum komplizierter gestaltet

sich der Vorderdarm der Lepidopterenlarven (Fig. 159), an welchem nur folgende Abschnitte entwickelt sind: die vorn erweiterte, hinten stark trichterstielartig verengte Mundhöhle geht ohne Vermittlung eines scharf gesonderten Pharynx in den kurzen flaschenförmigen Ösophagus über, welcher an seiner mit kurzen retroversen Stacheln besetzten Intima leicht zu erkennen ist. An ihn schließt sich der sehr expansionsfähige Kropf an, welcher weitaus den größten Teil des Vorderdarms ausmacht und durch eine Ringfalte in den Mitteldarm übergeht, an deren äußerer Faltenwand der Imaginalring liegt.

Anmerkung: Ein eigenartiges Verhalten des Stomodaeums beschreibt Karawaiew (1898) für die Larve von *Lasius flavus* Deg.: „Der Vorderdarm tritt in sehr innige Beziehungen zum Herzen, indem er durch dessen Lumen eine Strecke weit hindurchgeht. Obschon der Vorderdarm weiterhin ganz unabhängig und in ziemlicher Entfernung vom Herzen verläuft, bleibt er mit demselben mittels protoplasmatischer Fäden und sogar hier und da zerstreuter Zellen, deren feine Ausläufer mit einander netzförmig verbunden sind, in Zusammenhang. So entsteht zwischen dem Vorderdarm und dem Herzen eine unvollständige spinnegewebige Lamelle. Es ist merkwürdig, daß ihr auf der Bauchseite spärlich zerstreute kleine lamellenförmige Ausläufer des Hypoderms entsprechen, die auch in der Medianebene entwickelt sind." — Das Verhalten des Darms zum Herzlumen ist wohl einer eingehenden Untersuchung bedürftig.

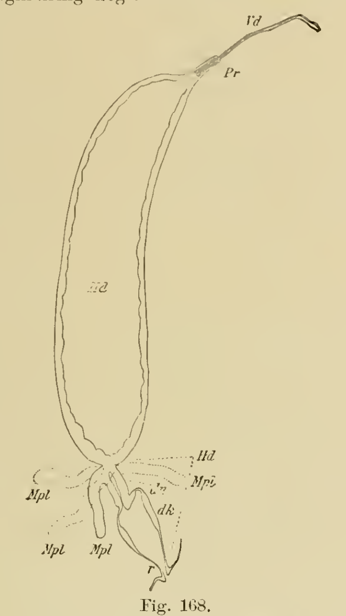


Fig. 168.
Darmkanal der jungen *Lasius*-Larve; schematisch. (Karawaiew 1898.)
VD Vorderdarm; *Pr* eingestülpte Ringfalte des Vorderdarmes; *Md* Mitteldarm; *dn* Dünndarm; *dk* Dickdarm; *r* Rectum; *Hd* Enddarm; *Mpl* Vasa malpighii.

Der Mitteldarm
(Chylusdarm, Magen, Mesenteron).

Die Länge, Weite und Ausbildung des Mitteldarms zeigt eine wohl erkennbare Abhängigkeit von der Beschaffenheit der Nahrung, die ihm zur Verarbeitung zugeführt wird. Im allgemeinen gilt hier dieselbe Regel wie überhaupt im Tierreich, daß die Fleischfresser einen kürzeren Darm besitzen als die Pflanzenfresser; und wenn schon die vegetabilische Nahrung höhere Anforderungen an die Leistungsfähigkeit des Mitteldarms stellt, so begreift man leicht, daß die Coprophagen einen ganz besonders wohl entwickelten Verdauungskanal besitzen müssen, um aus ihrer Nahrung, welche schon einmal den Darmtraktus eines anderen Tieres passiert hat, die für jenes nicht mehr verwertbar gewesenen Nährstoffe entnehmen zu können. Bei den coprophagen Lamellicornia ist der ganze Darm bis über zehnmal so lang wie der Körper.

Die phytophagen Lamellicornia, Hydrophiliden[1]) und Meloiden sind Beispiele für Pflanzenfresser, deren Mitteldarm fast die ganze abdominale Leibeshöhle ausfüllt und sich, um genügenden Raum in ihr zu finden, in zahlreiche Windungen legt. Bei den Scolytiden (Holz- und Rindenfressern) beträgt die Darmlänge 2¹/₄ der Körperlänge (Sedlaczek). Die Raubkäfer dagegen (Carabiden, Dytisciden) besitzen einen zwar oft ziemlich weiten, aber doch nur verhältnismäßig sehr kurzen Mitteldarm. Auch der leicht verdauliche vorwiegend aus Zucker und Wasser bestehende Nektar stellt nur geringe Anforderungen an den Mitteldarm, daher dieser bei den Lepidopteren nur schwach entwickelt ist, bei ihren Raupen dagegen bei beträchtlicher Länge eine sehr erhebliche Weite besitzt. Die schwache Entwicklung des Mitteldarms fällt auch bei den blütenbesuchenden Cerambyciden auf.

Immerhin gilt jedoch die Regel, daß die Darmlänge von der Beschaffenheit der aufgenommenen Nahrung abhängt, nicht ausnahmslos. So sind beispielsweise die pflanzenfressenden Lepidopteren- und Tenthredinidenlarven sowie die Acridiidae nur mit einem kurzen geraden Darm ausgestattet, dessen Leistungsfähigkeit jedoch durch seine beträchtliche Weite erhöht wird, während andererseits manche vorwiegend fleischfressende Locustiden einen langen aufgewundenen Verdauungskanal besitzen. Nach Werner wäre übrigens gerade bei den Orthopteren die Darmlänge weniger von der Ernährungsweise als von der Körperform abhängig: bei gestreckter Körperform ist der Darm wenig gewunden (Mantiden, Acridiidae), bei Verkürzung der Längsachse im Verhältnis zur Querachse des Körpers windet sich der Darm stärker und wird relativ länger (Locustiden, Grylliden, Blattiden).

Unzweifelhaft wirken bestimmend auf die gesamte Gestaltung des Darmkanals zugleich mehrere Faktoren; „unter allen Umständen aber muß sich die Kapazität des Darmrohres der Menge der aufgenommenen Nahrung, die wieder von der Ausnützbarkeit wesentlich bedingt wird, angepaßt zeigen" (W. Biedermann 1910). Daher finden wir nicht selten, daß die wachsende und daher stark fressende Larve einen weit mächtiger entwickelten Darm aufweist, als die der Nahrung in viel geringerem Maße bedürftige, weil nicht mehr wachsende Imago (Musciden, Lepidopteren).

Bei den Carabiden und Dytisciden begegnen wir einer auch bei einer größeren Anzahl anderer Hexapoden beobachteten Gliederung des Mitteldarms in zwei Abschnitte, welche indessen kontinuierlich in einander übergehen und durch keinen Sphincter gegeneinander abgeschlossen sind. Der vordere, etwas gebogene (*Dytiscus, Cybister*) und stark erweiterte Abschnitt ist außerordentlich dicht mit verhältnismäßig langen Blindschläuchen seiner Epithelwand ausgestattet, der sehr verschmälerte, enge, hintere Teil hat zwar wesentlich denselben geweblichen Aufbau, doch ist er viel spärlicher mit Blindschläuchen (Krypten) ausgestattet.

Bei den Scolytiden umfaßt der vordere Teil des Mitteldarms („Magen") ein Viertel der Gesamtlänge, verläuft gerade, entbehrt der Anhänge, und sein Kaliber übertrifft das des zweiten Abschnittes ungefähr um das Dreifache; er liegt im Mesothorax. Der hintere engere Darmteil setzt sich nicht scharf, sondern in allmählichem Übergang

[1]) Dies gilt nur für den phytophagen Käfer; die Larve ist carnivor und ihr Darm kurz und gerade.

von dem vorderen ab, liegt im Metathorax und erfährt an seiner Übertrittsstelle ins Abdomen eine schwache Einschnürung, hinter welcher die Mitteldarmschlinge beginnt. Diese trägt Blindschläuche, bei den Tomiciden außer diesen noch nahezu kuglige Ausstülpungen (Fig. 169) und bildet etwa die Hälfte des ganzen Mitteldarms. Die Anzahl der Blindschläuche steht zur Körpergröße in bestimmter Beziehung, nicht aber zu der systematischen Stellung der einzelnen Arten. Sie sind weder anatomisch noch funktionell von der Darmwand wesentlich verschieden. — Hinsichtlich der Unterschiede im Bau des Darms der Hylesinen, Scolytinen und Tomiciden muß auf die Arbeit von Sedlaczek (1902) verwiesen werden. Bemerkenswert ist noch, daß im vorderen Mitteldarmabschnitte die Krypten nur wenig tiefer liegen und nach dem Lumen hin unbedeckt sind, während im hinteren Abschnitte diese Anhänge nach außen gerückt und nach innen von den Epithelzellen überdeckt sind.

Ferner besteht unter den Coleopteren bei den Silphiden eine Sonderung in einen vorderen und hinteren Mitteldarmabschnitt: der weite vordere ist mit kurzen abgerundeten Höckern ausgestattet, der engere hintere trägt tubulöse Papillen, deren Länge fast dem Darmdurchmesser gleichkommt.

Auch der Mitteldarm der Larve von *Ptychoptera contaminata* L. läßt zwei verschiedene Abschnitte erkennen (Fig. 170). Den vorderen bezeichnet van Gehuchten als Proventriculus (ein Name, der für den Kaumagen vergeben ist und deshalb hier vermieden werden sollte; man könnte diesen Abschnitt, wenn er in der Tat genetisch dem Mitteldarm angehört, als Promesenteron benennen); in ihn stülpt sich das Vorderdarmende ein. Vom Promesenteron (van Gehuchten's Proventriculus) durch eine Ringfalte getrennt folgt der zweite Abschnitt („ventricule chylifique" v. Gehuchten), den ich Metamesenteron zu nennen vorschlagen möchte; er enthält sezernierende und resorbierende Zellen, letztere in einer mittleren Epithelpartie, welche zwischen einer vorderen und einer hinteren sezernierenden Epithelschicht liegen, und ist von einem Kranze von acht kleinen Drüsen umgeben (Fig. 170, S. 256).

Fig. 169.
Darmkanal von *Tomicus curvidens* Germ. Vergr. 30 : 1. (Sedlaczek 1902.)

VD Vorderdarm; *I, II* Oesophagus; *III* Proventriculus; *R* „Rüssel"; *MD* Mitteldarm mit Region *I* u. *II* Magen, *III* Blindschlauchregion (*Bl* Blindschläuche), *IV* Divertikelregion (*D* Divertikel); *ED* Enddarm (*I–III* dessen Abschnitte); *X* Verwachsung der Vasa malpighii (M_3).

Bei den Muscidenlarven bezeichnet (Fig. 171) der sogenannte Proventriculus als muskulöse ovoide Erweiterung die vordere Mitteldarmgrenze; zwischen ihm und dem „Chylusdarm" entspringen zwei Paare dünner und langer Anhangsschläuche. (Hinsichtlich der Mücken vgl. Thompson 1905.)

Ein Pro- und Metamesenteron, welche in ihrem feineren Bau etwas verschieden sind, lassen sich ferner bei *Nepa cinerea* L. unterscheiden.

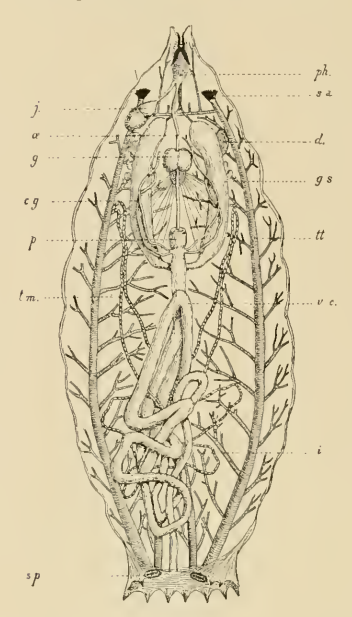


Fig. 171.
Verdauungsorgane der Larve von *Lucilia*; vergr. (Guyénot 1907.)
ph Pharynx; *oe* Oesophagus; *j* Kropf; *gs* Speicheldrüsen; *cg* Darmanhänge; *p* Proventriculus; *vc* Mitteldarm; *tm* Vas malpighii; *i* Enddarm; *g* Ganglienmasse; *tt* Tracheenstamm; *sa* vorderes Spiraculum; *sp* hinteres Spiraculum.



Fig. 172.
Larvendarm von *Oryctes nasicornis* L. Gr. 1:1. (Mingazzini 1889.)
a Oesophagus; *m* vordere Mitteldarmwand; *b* erster Mitteldarmabschnitt; *b'* vordere Mitteldarmanhänge; *c'* mittlere, *d'* hintere Mitteldarmanhänge; *i* laterale, *h* ventrale Linie des Mitteldarms; *c* zweiter Mitteldarmabschnitt; *d* dritter Mitteldarmabschnitt; *e* Dünndarm; *f* sackförmige Erweiterung des Enddarms; *g* Rectum.

Das Promesenteron erstreckt sich ungefähr bis zur Mitte des Abdomens, das Metamesenteron ist bedeutend enger, und sein Durchmesser beträgt kaum ein Drittel des Durchmessers des ersten Abschnittes (ordas 1905).

Am Mitteldarm der Lamellicornia-Larven unterscheidet Mingazzini (1889) und bei der Larve von *Anobium paniceum* L. Karawaiew (1899) sogar drei Abschnitte, die wir als Pro-, Meso- und Metamesenteron bezeichnen wollen. Die Form und Verteilung der Anhänge, welche in beträchtlicher Anzahl entwickelt sind, veranschaulicht Fig. 172.

Lokalisierte oder über die ganze Mitteldarmwand verstreute Anhangsschläuche (Krypten), deren Bau wir weiterhin kennen lernen werden, kommen auch dem Mitteldarm anderer Insekten zu. Als vordere Anhänge treffen wir sie bei den Orthopteren an; bei den Blattiden stehen sie in einer Doppelreihe von je sechs, bei *Gryllotalpa*[1]) und den Locustiden finden sich nur zwei, bei den Acridia sechs, den Mantidae acht. Da ihr Bau von dem der Mitteldarmwand abweicht, haben wir es mit besonderen Verdauungsdrüsen zu tun. Nach Hoppe-Seyler, Krukenberg und Platen entspricht die Wirkung des Sekretes dieser Divertikel etwa dem des Pankreassekretes der Wirbeltiere. — Die Anhänge der Phasmiden wurden von Müller (1825), Joly (1871), Heymons (1887), de Sinéty (1902), Bordas (1896, 1906) beschrieben. Bei *Phyllium crurifolium* Serv. ist nach Bordas das hintere Drittel des Mitteldarms durch die Anwesenheit fadenförmiger Anhänge charakterisiert, welche mit den Vasa malpighii eine gewisse äußere Ähnlichkeit haben und in sehr beträchtlicher Anzahl (ca. 130) entwickelt sind. Jede Anhangsdrüse besteht aus einem proximalen birnenförmigen, konischen oder zylindrischen Reservoir und einem distalen langen Kanal. Etwa 2 mm vor dem hinteren Ende des Mitteldarms verschwinden sie und werden von hier ab funktionell durch Epithelverdickungen ersetzt. Diese tubulösen Drüsen haben eine weitgehende Ähnlichkeit mit den Malpighischen Gefäßen und vermögen wie diese wurmförmige Bewegungen auszuführen. Ihre Reservoirs sind mit feiner quergestreifter Muskulatur ausgestattet, welche ihren Ursprung in den Längsmuskeln des Mitteldarms hat und sich bis auf die Tubuli ausdehnt. Der histologische Bau der Anhangsdrüsen ist von dem der Darmwand verschieden, doch setzt sich deren Stäbchensaum, wenn auch unter Verkürzung der Stäbchen, in sie fort. Die Zellen des Reservoirs sind z. T. zweikernig. Das Epithel ruht auf einer sehr zarten Basalmembran, welcher außen die Muskelfasern aufliegen. Das ganze Organ ist von einer sehr zarten „peritonealen" Membran umhüllt. Der Bau des Epithels der Tubuli gleicht ebenfalls sehr dem der Vasa malpighii. Jedenfalls sind also diese Mitteldarmanhänge ganz anderer Natur als die Anhangsschläuche der vorderen Mitteldarmpartie bei den übrigen Orthopteren, wie sich schon daraus ergibt, daß diese letzteren gleichzeitig mit den hinteren bei *Bacillus rossii* F. vorhanden sind in Gestalt nach vorn gerichteter, kleiner, lappenförmiger Aussackungen, welche nur undeutlich voneinander abgesetzt sind und bei der jungen „Larve" erst in geringerer Anzahl (4—5) sowie deutlich gesondert auftreten (Heymons 1897). Die hinteren Anhangsdrüsen, welche in den mittleren Teil des hinteren Mitteldarmabschnittes einmünden, beschreibt Heymons als sehr lange, dünne, röhrenförmige Bildungen, welche auch bei dieser Art eine gewisse Ähnlichkeit mit den Malpighischen Gefäßen besitzen. Sie sind unregelmäßig verteilt, heften sich rings an die Darmwand an und wenden sich analwärts; weit über das Ende des Mitteldarms hinausreichend, verlaufen sie zwischen den V. malpighii. Entwicklungsgeschichtlich sind sie mit Heymons als den V. malpighii gleichwertige Organe anzusehen, welche vom Enddarm auf den Mitteldarm verlagert wurden und ihre ursprüngliche Funktion und Gestalt änderten. Wahrscheinlich sezernieren sie verdauende Substanzen.

---

[1]) Diese Aussackungen sollen den ganzen Mitteldarm repräsentieren, an welchen sich unmittelbar der chitinisierte Enddarm ansetze.

In einiger Entfernung vom vorderen Ende des Mitteldarms von *Ptychoptera contaminata* L. (Larve) befindet sich ein Kranz von acht tubulösen kleinen Drüsen, und an seinem Ende münden nach van Gehuchten in ihn zwei umfangreiche Anhangsdrüsen ein (Fig. 170). — Auf der Grenze zwischen Vorder- und Mitteldarm sitzen dem Mesenteron der Plecopteren (Perliden) acht nach vorn gerichtete Blindsäcke auf (Fig. 173). Am vorderen Ende des Mitteldarms der Muscidenlarven finden sich vier zylindrische Blindschläuche, die stets im Bogen nach vorn gerichtet sind und in ihrer Lage durch besondere Bänder festgehalten werden; sie haben genau denselben Bau wie die Mitteldarmwand (Weismann 1864).

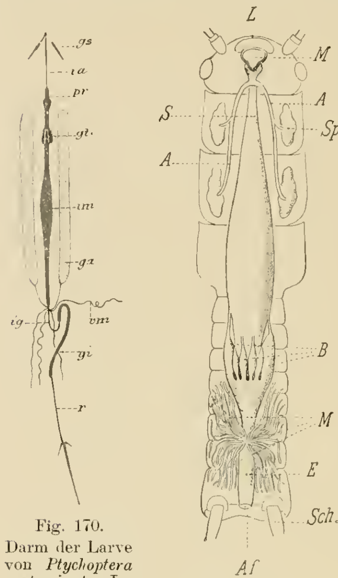


Fig. 170.
Darm der Larve von *Ptychoptera contaminata* L.; vergr. (van Gehuchten 1890.)
ia Vorderdarm; *im* Mitteldarm; *gs* Speicheldrüsen; *pr* „Proventriculus"; *gt* tubulöse Anhangsdrüsen; *ga* Anhangsdrüsen; *vm* Vasa malpighii; *ig* Dünndarm; *gi* Dickdarm; *r* Rectum.

Fig. 173.
Darmkanal von *Perla maxima* Scop (nach Imhof aus Tümpel 1901).
L Oberlippe; *M* Mundhöhle; *Sp* Speicheldrüsen, *A* deren Ausführungsgang; *S* Vorderdarm; *B* Blindsäcke; *M* Vasa malpighii; *E* Enddarm; *Af* After; *Sch* Appendices abdominales.

Bei den Mallophagen ist das vordere Mitteldarmende herzförmig ausgeschnitten infolge des Vorhandenseins zweier Blindsäcke, welche das Vorderdarmende seitlich überragen. Während bei geringer Füllung diese Blindsäcke die halbe Länge des ganzen Mitteldarms erreichen können, verschwinden sie bei starker Füllung und gutem Ernährungszustande fast vollständig (Grosse 1885). Ganz ähnliche Säcke sind auch bei den Läusen (Pediculiden) entwickelt, und außerdem findet sich fast genau in der Mitte des Mesenterons hinter der Vereinigung der beiden vorderen Blindsäcke ein Drüsenkörper von völlig kreisrunder oder breit elliptischer Gestalt, welcher durch die Körperwand hindurch erkennbar ist (Graber 1872).

Erwähnt seien ferner die aus dem embryonalen Suboesophagealkörper hervorgehenden vier blasigen Bildungen, welche mit dem Mitteldarm in offener Verbindung stehen und drüsigen Charakter haben. Ob diese bei der jungen *Donacia*-Larve vorhandenen Anhänge bestehen bleiben, ist unentschieden. Hirschler (1907) vertritt die Ansicht, daß es sich in dem auch anderen Insekten eigenen Suboesophagealkörper um Reste der bei den Hexapodenahnen wahrscheinlich entwickelt gewesenen Leberorgane handele.

Porta (1903) betrachtet neuerdings in Übereinstimmung mit älteren Autoren auf Grund der Pettenkoferschen Gallsäurereaktion und der spektroskopischen Analyse die Blindschläuche des Mitteldarms als gallebereitende Leberorgane.

Die Aufgabe des Mitteldarms, welcher nicht mit Chitin ausgekleidet ist,[1]) besteht darin, die oft durch die Einwirkung der Speicheldrüsensekrete und die zersetzenden Vorgänge im Kropfe schon vorbereitete Nahrung zu verdauen, d. h. in einen Zustand überzuführen, welcher die definitive Aufnahme in den Körper durch Resorption ermöglicht. Zu diesem Zwecke scheiden die Mitteldarmzellen Sekrete aus, welche gewöhnlich in Form von Tropfen in das Darmlumen gelangen, die ihre kuglige Gestalt noch einige Zeit nach ihrer Ablösung von der Zelle zu bewahren pflegen. Im Interesse der Herstellung einer größeren verdauenden Fläche ist das Mitteldarmepithel in der Regel mehr oder minder stark gefaltet, und man kann Längs- und Querfaltenbildungen unterscheiden. Wo die Basalmembran die Faltung nicht mitmacht, springen häufig Gruppen von Epithelzellen als Zotten in das Darmlumen vor. In manchen Fällen bleibt jedoch die Darmwand glatt und faltenfrei (*Chrysopa*-Larve u. a.).

Die Ausnutzung der Nahrung ist bei den Insekten eine recht unvollkommene, indem einmal brauchbare Stoffe nur zum Teil verwendet und ferner Zellulose und z. T. auch Chlorophyll bei den Pflanzenfressern im Darm keine Veränderung erfahren und ungenützt entleert werden (*Hydrophilus*, *Tenebrio molitor* L.-Larve, Lepidopterenraupen, nach Plateau und Biedermann). Von den Pollenkörnern, welche die Arbeitsbiene verzehrt, bleibt die Zellulosehülle zurück, und nur ihr Inhalt wird verdaut.

Wir wissen, daß die Sekrete der Speicheldrüsen (s. dort!) bei den Insekten vielfach imstande sind, Stärke in Zucker zu verwandeln. Diese Fähigkeit darf auch dem Mitteldarmsekret nicht abgesprochen werden, seit Frenzel und Biedermann das Vorhandensein eines amylolytischen Enzyms nachgewiesen haben und Biedermann konstatiert hat, „daß auch Dextrine ganz wie bei der Speichel- oder Pankreasverdauung der Wirbeltiere entstehen.“ Auch Plateau fand bei derRaupe von *Liparis dispar* L. ein alkalisches Sekret mit der Fähigkeit, Stärke in Zucker zu verwandeln.

Daß bei den carnivoren Insekten sowie bei den phytophagen Larven die Eiweißverdauung dem Mitteldarm zufällt, ist sicher nachgewiesen und muß auch für die pflanzenfressenden Imagines angenommen werden.

In vielen Fällen ist übrigens die Einwirkung der Mitteldarmsekrete auf die Nahrung nicht örtlich an das Mitteldarmlumen gebunden; vielmehr gelangen diese in den Vorderdarm und können hier bei längerem Verweilen der gefressenen Stoffe im Kropfe diese chemisch beeinflussen (Dytisciden, Orthopteren). In solchem Falle treten dann die Nährstoffe in schon gelöstem Zustande in den Mitteldarm über. Die im Kropfe aufgespeicherte, jedoch im Mitteldarm produzierte, verdauende Flüssigkeit zeigt eine neutrale, bisweilen alkalische Reaktion (*Dytiscus* nach Plateau 1874). Findet hier die Verdauung durch das Mitteldarmsekret im Vorderdarm statt, so kann bei gewissen Insekten dieses Sekret sogar, durch die Mundöffnung (oder die Saugzangen) entleert, außerhalb des Körpers schon seine Wirkung auf die Nahrung entfalten.

---

[1]) Neuerdings hebt Wester (1910) besonders hervor, daß auch im Mitteldarm oft Chitin gefunden wurde, „folglich die Hypothese, wenigstens dieser Teil enthalte nie Chitin und daher finde eben da die Resorption statt, nicht ganz richtig sein kann“.

Bekannte Beispiele hierfür sind die Dytiscidenlarven, welche wie die saugenden Larven der Neuropteren (*Myrmeleon*) eine Auflösung der Gewebe des Beutetieres noch außerhalb ihres Darmkanals zu bewirken vermögen (Nagel 1896, Portier 1909). Neuerdings wurde durch Jordan (1910) bei *Carabus auratus* L. eine extraintestinale Verdauung beobachtet. Der Käfer speit eine braune Flüssigkeit in die mit den Mandibeln hergestellte Vertiefung des ihm dargebotenen Fleisches, welches, von den Kiefern bearbeitet, ohne zerkaut zu werden, sich unter der Einwirkung der Flüssigkeit auflöst. Jordan gewann den Eindruck, „als drückten die Oberkiefer aus dem Fleische etwas heraus und als würde dieses Etwas unmittelbar nach dem Ausdrücken von den Unterkiefern gepackt und zum Munde geführt". Er überzeugte sich experimentell von der auflösenden Wirkung des verdauenden Sekretes.

Die zum Erweichen des Kokons dienende Flüssigkeit, welche von manchen jungen Schmetterlingen durch den Mund entleert wird, stammt wahrscheinlich ebenfalls aus dem Mitteldarm. Bei *Dicranura vinula* L. besteht sie aus einer Lösung von kaustischem Kali (Latter 1892) und enthält fast $1^1/_2$% freies KOH. Auch die ausschlüpfenden Imagines anderer Lepidopteren (*Dicranura bifida* Hb., *furcula* L., *Bombyx callunae* Palmer und *lanestris* L., *Saturnia carpini* Schiff., *Limacodes testudo* Schiff., *Halias prasinana* L.) erweichen ihre Kokons durch einen alkalischen Saft (Latter 1895).

Übrigens sind die Insekten imstande, mit Hilfe ihrer Darmsekrete die allerverschiedensten pflanzlichen und tierischen Stoffe zu verarbeiten, selbst solche, welche der Verdauung in der Regel widerstehen, wie Horn, Wachs, Chitin (vgl. Seillière, Metalnikoff, Möbusz u. a.).

Über die Natur der Darmsekrete liegen verschiedene Angaben vor. Zuerst fand Basch (1858) bei *Periplaneta orientalis* L. saure Reaktion des Vorderdarminhaltes, neutrale im vorderen und alkalische im hinteren Mitteldarmabschnitt. Plateau (1874) war zunächst der Ansicht, daß die verdauenden Sekrete der Insekten immer alkalisch oder neutral seien, sprach sich aber später dahin aus, daß sie sich bei den carnivoren und omnivoren schwach sauer, dagegen bei den herbivoren alkalisch verhalten. Er weist mit Recht darauf hin, daß die Verdauung der Insekten in viel höherem Grade der Pankreasverdauung als der Magenverdauung der Wirbeltiere analog und die Säure, deren Vorhandensein vielfach nachgewiesen worden ist, nur akzessorischen Charakters sei. In Übereinstimmung hiermit spricht sich Biedermann (1910) dahin aus, daß man berechtigt sei, „ungeachtet der so ausgeprägten sauren Reaktion gegen Lackmus, das Mitteldarmsekret des Mehlwurmes dem Pankreassaft der Wirbeltiere zu vergleichen und zwar nicht nur im Hinblick auf die spezifische Wirkungsweise des proteolytischen Enzyms selbst, sondern auch mit Rücksicht auf die große Mannigfaltigkeit der überhaupt möglichen Wirkungen, welche das betreffende Sekret auszuüben vermag. — Die große Ähnlichkeit, welche die Sekretmasse im Mitteldarm des Mehlwurmes hinsichtlich ihrer verdauenden Wirkung mit dem Pankreassaft der Wirbeltiere zeigt, wird noch dadurch gesteigert, daß auch Fette in ganz analoger Weise in Fettsäure und Glyzerin gespalten werden. Es kann daher entgegen der Annahme von Frenzel nicht bezweifelt werden, daß im Mitteldarm unserer Larve auch ein steatolytisches, sehr energisch wirkendes Enzym (Steapsin) enthalten ist. Nimmt man hinzu, daß auch noch zwei oxydierende Enzyme (Tyrosinase und Guajakperoxydase) im Mitteldarminhalt des Mehlwurms regelmäßig gefunden werden, so darf wohl behauptet werden, daß es sich hier um ein Sekret

handelt, welches zu den enzymreichsten gehört, die bisher überhaupt bekannt geworden sind". Nach Biedermann scheint es, daß diese Enzyme nicht schon als solche in den Zellen enthalten seien, sondern erst bei dem Sekretionsakte entstehen.

Nach Kowalewsky ist der Inhalt des Vorderdarms und des vorderen Mitteldarmendes bei den Fliegenlarven immer sauer. Sitovski (1905) fand bei *Tineola biseliella* Hummel die Reaktion des ganzen Darms alkalisch mit Ausnahme des sauer reagierenden Enddarms. Metalnikoff macht darauf aufmerksam, daß die saure Reaktion nicht nur durch freie Säuren, sondern auch durch zahlreiche Salze hervorgerufen werden könne, wie es Biedermann (1898) für die Larve von *Tenebrio molitor* L. nachgewiesen hat. Metalnikoff findet vier verschiedene Fermente im Darm der Raupe von *Galleria*.

Zu der Funktion der Auflösung kommt noch die der Resorption, über welche die Ansichten der Autoren geteilt sind. Bald wird sie dem Vorder- und Enddarm, bald dem Mitteldarm zugeschrieben. Nach Cuénot (1896) hat nur der Mitteldarm den histiologischen Bau eines absorbierenden Organs, während die „undurchdringliche" (? D.) Intima des Stomo- und Proctodaeums diese Darmteile für die in Rede stehende Leistung ungeeignet mache. Kowalewsky, Vangel, Voinow, Cuénot, Sitowski, Metalnikoff u. a. haben diese Frage durch Fütterung mit Farbstoffen zu entscheiden versucht und kommen zu dem Resultat, daß dem Mesenteron hauptsächlich die Tätigkeit der Resorption zufalle. Demgegenüber schreiben Petrunkewitsch, Plateau, Bellesme u. a. dem Kropfe den Hauptanteil an der Resorption zu. Nach den Versuchen von Sayce (1894) kann eine Osmose im Vorder- und Enddarm trotz der Anwesenheit der Intima stattfinden. Auch Metalnikoff (1896) beobachtete die Resorption von Eisensalzen im Enddarm der Schabe, trotz der hier entwickelten chitinösen Intima. — Die Resorption von Fett durch die Mitteldarmzellen wies Biedermann für die Larve von *Tenebrio molitor* L. nach, ist jedoch der Ansicht, daß wenigstens bei diesem Tier „Fett überhaupt nicht als solches in Form einer Emulsion resorbiert, sondern in den betreffenden Darmepithelien synthetisch aus den Spaltungsprodukten erzeugt wird, die durch hydrolytische Zerlegung des Fettes im Darm entstehen".

Das Chlorophyll wird nach den Untersuchungen der Gräfin v. Linden bei den *Vanessa*-Raupen z. T. durch das Darmsekret verdaut. Es entsteht ein roter Farbstoff, welcher z. T. in das Blut übergeht und durch dieses im ganzen Körper verteilt wird. Nach Poulton (1890) wäre die Farbe aller grünen Larven auf den Genuß von Chlorophyll und fast aller gelben auf Xanthophyll zurückzuführen. Sie werden resorbiert, übrigens aber nicht ohne teilweise Veränderung (Metachlorophyll) in das Blut übergeführt. — —

Ein manchen Larven (Hymenopteren mit Ausnahme der Tenthrediniden, Pupiparen, Strepsipteren, *Hemerobius*, *Chrysopa*, *Myrmeleon*) eigentümliches Verhalten besteht darin, daß der Mitteldarm nicht mehr mit dem Enddarm kommuniziert, also blind endet. Dies hängt möglicherweise damit zusammen, daß diese Larven sich vorwiegend von flüssigen Stoffen nähren, welche bis auf geringe Reste verdaut werden; letztere sammeln sich, ohne öfter entleert werden zu müssen, im Mitteldarm an und werden (wie es scheint, jedoch nicht überall) erst am Ende des Larvenlebens ausgestoßen. Rengel (1903) wies nach, daß bei der Wespenlarve Mittel- und Enddarmwand kontinuierlich ineinander übergehen

und nur die Darmhöhle eine Unterbrechung erleidet. Mittel- und Enddarm sind daher nicht histiologisch-morphologisch, sondern nur physiologisch blind geschlossen. An ihrer Grenze erhält sich der embryonale Zustand während des ganzen Larvenlebens unverändert (*Apis*, *Lasius*) oder nahezu unverändert (*Vespa*). Bei der Larve von *Lasius flavus* Deg. ist der Mitteldarm sehr lang und weit (Ganin, Nassonow 1886), und sein blindes Ende ist mit dem Enddarm verwachsen (Karawaiew 1898), vgl. Fig. 173a. Letzteres gilt auch für die *Chrysopa*-Larve, wo der Mitteldarm bei jungen Tieren auf das 5. und 4. Abdominalsegment beschränkt und sackförmig erscheint, mit dem weiteren Wachstum des Körpers aber sehr stark an Umfang gewinnt und bei der ausgewachsenen Larve von der Grenze zwischen Pro- und Mesothorax bis zum 7. Abdominalsegment reicht. Die Exkremente bleiben zu einem festen Ballen zusammengepackt im hinteren Teile des Mitteldarms liegen und werden erst nach dem Ausschlüpfen der Imago entfernt (Mc Dunnough 1909). — Eine sehr eigenartige Form nimmt der Mitteldarm bei dem parasitären Weibchen von *Sarcopsylla penetrans* L. an; er bildet einen zweigartigen Sack mit blinden, unregelmäßig zwischen den Organen des Abdomens gelegenen Fortsätzen. Anzahl, Form und Lage dieser Fortsätze sind nicht konstant. Bemerkenswert ist, daß ähnliche Formen eines ausgesackten Darmes hauptsächlich bei solchen Tieren gefunden werden, welche von Blut und Lymphe anderer Tiere leben (Acarina, Aranea, Pycnogoniden, Hirudineen u. a.); vgl. Schimkewitsch 1884.

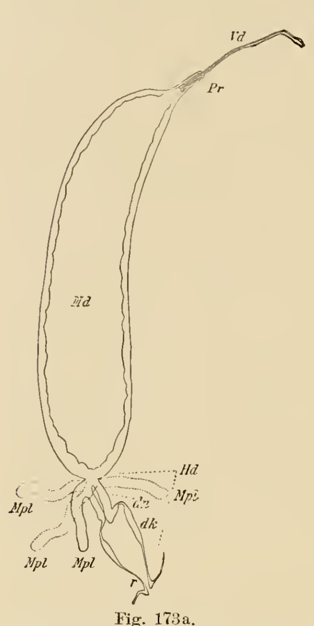


Fig. 173a.
Darmkanal der jungen *Lasius*-Larve; schematisch. (Karawaiew 1898.)
VD Vorderdarm; *Pr* eingestülpte Ringfalte des Vorderdarmes; *Md* Mitteldarm; *dn* Dünndarm; *dk* Dickdarm; *r* Rectum; *Hd* Enddarm; *Mpl* Vasa malpighii.

Wir sind auf Grund der angeführten Beispiele zu dem Schluß berechtigt, daß dem Mitteldarm unzweifelhaft außer der sezernierenden eine resorbierende Tätigkeit zufällt und ihm da zufallen muß, wo die Nahrung überhaupt nicht in den Enddarm übertritt, wie bei den Larven mit blindgeschlossenem Mitteldarm. Van Gehuchten beschreibt sogar besondere absorbierende Zellen, welche ringförmig die Mitte des Mesenterons umgeben und zweifellos bei den meisten Insekten nicht angetroffen werden. Cuénot schreibt dem ganzen Mitteldarm die Fähigkeit zu, Zucker, Fette und Peptone aufzusaugen. Möbusz (1897) meint, daß die Zellen sowohl sezernieren als auch resorbieren, wobei jede unabhängig von den anderen arbeiten zu können scheine. Als eine dem Mitteldarmepithel zuzuerkennende Funktion ist schließlich noch

seine Fähigkeit zu erwähnen, sowohl im Kern als auch im Plasma seiner Zellen Eiweißkristalloide für späteren Bedarf aufzuspeichern.

Bei den Ephemeriden hat der Mitteldarm (wie auch das Procto- und Stomodaeum) seine ursprüngliche Aufgabe dadurch verloren, daß die Tiere im geschlechtsreifen (imaginalen) Zustande keine Nahrung mehr aufnehmen. Das Darmlumen ist dann mit Luft gefüllt. Auch unter den Lepidopteren gibt es solche (Bombyciden, Saturniiden pr. p., Lymantriiden, Hepialiden), welche als Imagines nicht mehr fressen. Weshalb sie trotzdem noch den wohl entwickelten Darmkanal besitzen. obwohl bei den Ephemeriden wie bei den genannten Faltern die Mundteile schon verkümmert sind, vermögen wir nicht anders als durch die Macht der Vererbung zu erklären, welche unbeeinflußt durch den (hypothetischen) Nachteil fortwirkt, den der überflüssige Darm für das Tier bedeuten mag. — Von einer ganzen Anzahl von Insekten ist es übrigens nicht bekannt, ob sie im imaginalen Zustande noch Nahrung aufnehmen müssen oder nicht.

Der Enddarm (Proctodaeum).

Der Enddarm läßt regelmäßig mehrere Abschnitte erkennen. von welchen in der Regel wenigstens folgende entwickelt zu sein pflegen:

1. Der Pylorus (hinterer Sphinkterabschnitt).
2. Der „Dünndarm“ („Ileum”).
3. Der Dickdarm (der vielfach fehlt).
4. Das Rectum (Mastdarm).

Holmgren (1909) unterscheidet bei den Termiten sogar fünf Abschnitte (vgl. Fig. 165).

Der Pylorus schließt sich unmittelbar an denjenigen Teil des Proctodaeums an, welcher, mit dem Mitteldarm in Verbindung tretend, als vorderstes Enddarmende bei der Larve die Wachstumszone enthält, den sogenannten hinteren Imaginalring. Man wird diesen Grenzabschnitt überall da zum Pylorus rechnen dürfen, wo er, wie bei den Imagines, wenngleich noch deutlich zu unterscheiden, doch kaum noch eine andere Rolle spielt, als die Verbindung zwischen End- und Mitteldarm herzustellen. Er kann als vorderer Pylorusabschnitt bezeichnet werden. Es scheint, als ob die Malpighischen Gefäße in der Regel hinter ihm in den Enddarm einmündeten. Funktionell entspricht der Pylorus dem Sphinkterabschnitt (Cardia) des Vorderdarms; er reguliert den Übertritt des Mitteldarminhaltes in den Enddarm, was sich z. B. deutlich bei den Larven der Lepidopteren beobachten läßt. Hier gestattet der Sphinkter immer nur einem Kotballen von ganz bestimmter Größe den Durchtritt, welcher erst etwas analwärts gewandert sein muß, bevor ein nächster in den Dünndarm gelangt, der aus diesem Grunde niemals vollkommen gefüllt erscheint, wie der Kropf und Mitteldarm. — Durch den Pylorus wird ferner ein Zurücktreten des Enddarminhaltes in den Mitteldarm verhindert. (Hinsichtlich der Ausstattung dieses Abschnittes mit besonderen Differenzierungen vgl. den Abschnitt über die Histiologie des Darms. Über die blinde Endigung des Enddarms bei den Larven der Hymenopteren und Neuropteren siehe Mitteldarm.)

Der „Dünndarm“ (Ileum, Krummdarm [Leuckart, Möbusz], „Intestinum”).

Die vordere Grenze des Dünndarmes wird gewöhnlich durch die Einmündungsstelle der Vasa malpighii bestimmt. Er ist wie das ganze Proctodaeum mit Chitin ausgekleidet und unterscheidet sich vom Rek-

tum durch die Größe seiner Zellen und deren Kerne sowie den geringen Reichtum an Längsfalten. Der histiologische Aufbau dieses Abschnittes macht es sehr wahrscheinlich, daß er noch resorbierend tätig ist, wofür auch die beträchtliche Länge spricht, welche er in manchen Fällen erreicht (Dytisciden). — Am Dünndarm kann man oft zwei Abschnitte unterscheiden, welche durch eine Faltenklappe voneinander gesondert sein können. Über seine Funktion ist wenig bekannt, und unsere Kenntnis hat vielfach nur den Wert von Vermutungen, welche sich vorwiegend auf die morphologischen Befunde, aber nicht auf exakte Experimente stützen.

Während unter den Coleopteren bei den Dytisciden und Necrophoren der Dünndarm eine beträchtliche Länge erreicht, bleibt er bei den Cicindeliden und Carabiden sowie bei den Dipteren kurz und fehlt den Ephemeriden, Odonaten und manchen Rhynchoten ganz. Je nach seiner Länge verläuft er gerade gestreckt (bei den meisten Larven) oder schwach gebogen (Larve von *Lasius flavus* Deg.) oder endlich mehr oder minder stark gewunden (S-förmig gekrümmt: Larve von *Anthrenus*; *Dytiscus*, *Ptychoptera*-Larve u. a.). Sein Querschnitt ist dreiteilig *Cybister* u. a.) oder zwei- bis dreiteilig (*Anthrenus*-Larve u. a.). Am Ende des Dünndarms ist bei manchen Insekten (Deegener, Mc. Dunnough) ein zweiter Sphinkter entwickelt, welcher den Übertritt der Nahrung in den nächstfolgenden Abschnitt reguliert, und in dessen Bereich sich die Darmwand bisweilen vorübergehend in den folgenden Darmteil einstülpt.

Dickdarm. Dieser vielen Insekten fehlende Abschnitt zwischen Dünndarm und Rektum ist z. B. bei der Larve von *Ptychoptera contaminata* L. entwickelt, wo er nach van Gehuchten (1890) folgenden von dem der übrigen Darmabschnitte abweichenden Bau zeigt: seine Zellen sind groß und polygonal und besitzen einen großen Kern, ihr Plasma ist körnelig. An ihrer Oberfläche ist eine senkrecht gestreifte Intima entwickelt, welche dem Stäbchensaum des Mitteldarms nicht gleichwertig zu sein scheint. Van Gehuchten schreibt dem Dickdarm die Tätigkeit der Resorption zu.

Als Dickdarm wurde ferner von Ramdohr die starke sackförmige Erweiterung beschrieben, welche der Enddarm der Lamellicornialarven zwischen Dünndarm und Rektum erfährt, und welche bei der Larve von *Lucanus cervus* L. zweiteilig erscheint (vgl. Histiologie des Dünndarms). —

Das Rektum, welches sich durch kleinzelliges Epithel und gefaltete Intima auszeichnet und häufig vermöge seiner beträchtlichen Dehnungsfähigkeit große Kotmassen in sich aufspeichern kann, hat allem Anscheine nach in den meisten Fällen wesentlich nur noch die Aufgabe, die unverdaulichen Nahrungsreste durch den After nach außen abzuführen und durch seine große Aufnahmefähigkeit eine intermittierende Defäkation zu ermöglichen. Der Erhöhung dieser Aufnahmefähigkeit dient in vielen Fällen ein

Coecum, ein Blindsack, welcher dem Rektum als Wandausstülpung da anhängt, wo dieses durch eine den Durchtritt des Inhaltes regulierende Ringfaltenklappe vom Dünndarm geschieden ist. Das Coecum gehört also noch dem Rektum an, dessen histiologischen Bau es trotz mancher Abweichungen im wesentlichen wiederholt. Solche Blinddarmbildungen sind bei den Larven und Imagines der Dytisciden, den Silphiden, *Nepa*, den Cocciden und Lepidopterenimagines bekannt. Bei der *Dytiscus*-Larve scheint diesem voluminösen und enorm dehnungs-

fähigen, ganz frei in der Leibeshöhle gelegenen Coecum noch eine besondere Aufgabe zuzufallen. Seine gewöhnliche Länge und Lage bringt Fig. 174 zur Anschauung. Zur Zeit der Häutung aber und noch etwas über sie hinaus dehnt sich der Blinddarm derart aus, daß er sich, in fast gerader Linie über dem Mitteldarm hinziehend, bis in den vorderen Teil des Kopfes erstreckt. Er gelangt hierbei auf die linke Seite des Pharynx, unter dem er dann, sich scharf nach rechts wendend, vor den Schlundganglienkommissuren auf die rechte Seite zieht, um nach abermaliger Rechtswendung da, wo sich der Kopf in den Hals verjüngt, sein Ende zu finden (Rungius 1910)[1]. Wie dieses auffällige Verhalten zu erklären sei, in welcher Beziehung es zu dem Häutungsvorgange stehe, ist noch nicht genügend aufgeklärt.

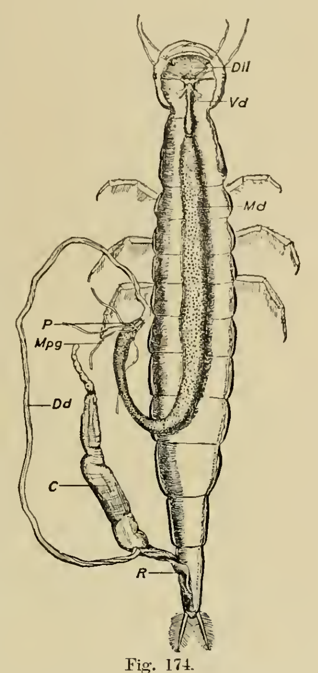


Fig. 174.
Erwachsene Larve von *Dytiscus marginalis* L., Rückendecke entfernt, Enddarm herausgelegt; Vergr. 2 : 1. (Rungius 1909.)
Dil Dilatatoren des Pharynx; *Vd* Vorderdarm; *Md* Mitteldarm; *P* Pylorus; *Mpg* Vasa malpighii (abgeschnitten); *Dd* Dünndarm; *C* Coecum; *R* Rectum.

Die Coeca der Dytisciden hat neuerdings Bordas (1906) beschrieben. Der Rektalanhang von *Dytiscus* stellt eine umfangreiche Tasche dar, welche vorn (an ihrem blinden Ende) in ein konisches oder zylindrisches Blinddärmchen ausläuft und bei einer Breite von 3—5 mm eine Länge von 12—16 mm erreicht. Bei *Cybister* stellt das Coecum eine ovoide Blase dar, welche sich nach vorn in einen zylindrischen Blindschlauch fortsetzt. Bei *Agabus* ist das vordere freie Ende des Coecums rudimentär, und dieses mündet in das vordere Drittel des Rektums ein. Der vordere Anhang des Blinddarms von *Acilius* ist dagegen lang, und die Mündung liegt nahe dem Hinterende des Rektums. *Cybister* und *Dytiscus* nehmen hinsichtlich ihres Coecums eine vermittelnde Stellung zwischen *Agabus* und *Acilius* ein. Bordas schreibt dem Blinddarm der Dytisciden eine dreifache Funktion zu: 1. die eines hydrostatischen Apparates, einer Art Schwimmblase, welche es dem Tier gestatte, sich während der Luftaufnahme an der Wasseroberfläche im Gleichgewicht zu halten (? D.). — 2. Die eines Verteidigungsorgans, indem das Tier den flüssigen, im Coecum aufgespeicherten, stinkenden Kot gegen den Angreifer spritzt. — 3. Die Funktion eines Kotreservoirs.

Die Bedeutung des Coecums als statischer Apparat[1]) wäre für den Käfer wohl denkbar, aber in anderer Weise, als es Bordas sich vorzustellen scheint. Man beobachtet sehr häufig, daß gerade während der

[1]) Vgl. auch Rungius 1911. (Zeitschr. f. wiss. Zool. 98. Bd.)

Nahrungsaufnahme der Kot in kräftigem Strahl ausgespritzt wird. Das Gewicht des Körpers könnte nun wohl so reguliert werden, daß gleichzeitig mit der Füllung des Kropfes die Entleerung des Blinddarms stattfindet, der Blinddarm aber wieder in demselben Maße gefüllt wird, in welchem sich der Kropf während der Verdauung entleert. Man würde dann verstehen, warum gerade der hungernde Käfer einen prallgefüllten Blinddarm zu haben pflegt und ihn erst freiwillig entleert, wenn er Nahrung aufnimmt oder fliegen will. Bei Käfern, welche abends Flugversuche unternommen hatten, fand ich das Coecum regelmäßig leer. — Man könnte gegen die statische Nebenfunktion des Blinddarms geltend machen, daß der im Wasser befindliche Käfer sein spezifisches Gewicht leicht durch das Quantum der unter den Deckflügeln mitgeführten Luft regulieren könne, des Blinddarms also zu diesem Zwecke durchaus nicht bedürfe. Demgegenüber bleibt jedoch zu berücksichtigen, daß der Käfer ein um so geringeres und also für kürzere Zeit ausreichendes Luftquantum unter das Wasser mitzunehmen imstande wäre, je leichter er selbst schon wäre; denn der Auftrieb wird sonst so stark, daß er dem tauchenden Käfer Schwierigkeiten macht. Mit Rücksicht hierauf könnte dem Blinddarm eine Bedeutung bei der Gewichtsregulierung wohl zuerkannt werden (Deegener 1910)[1].

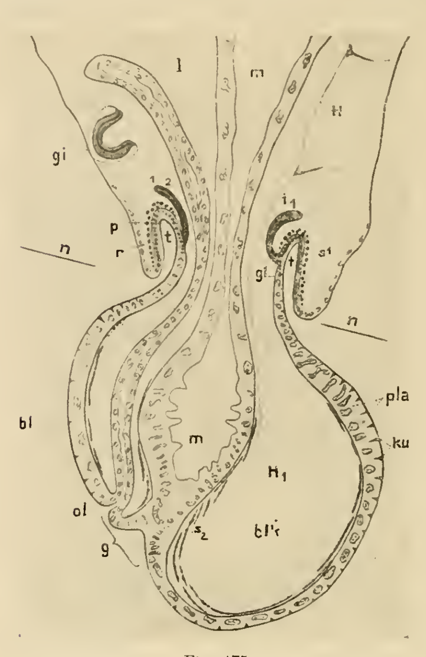


Fig. 175.
Sagittalschnitt durch das hintere Körperende und die Schwanzblase der Larve von *Apanteles glomeratus* L. Vergr. (Weißenberg 1909.)

m Mitteldarm; *p* Polkappe des Enddarmes; *l* larvales Vas malpighii; *ol* dessen Mündung; *bl* Schwanzblase; *pla* Plasmafortsätze; *ku* Cuticularkappen der Schwanzblasenzellen; *n* Niveaulinie der Analöffnung; *t* ringförmige Tasche. *r* deren äußere Wand, *p* deren innere Wand; i_1 dorsales, i_2 ventrales imaginales Vas malpighii; *gl* schmale Übergangsschicht zwischen Imaginalring und Schwanzblase; s_1 zirkuläre Muskeln; s_2 Längsmuskeln; *gi* Genitalanlage; *H* Herz; H_1 ventrale Herzwand in der Schwanzblase; *blk* Blutraum der Schwanzblase.

[1]) Portier (1909) ist der Ansicht, daß der Blinddarm der *Dytiscus*-Larve das verdauende Sekret aufspeichere, welches diese Tiere ihrer Beute injizieren, um deren Weichkörper zu verflüssigen und aufzusaugen. (?! D.) 1911 betrachtet er ihn als eine Vorkehrung, durch welche der Kot ausgespritzt und so die Beschmutzung des Stigmenapparates vermieden wird (Arch. Zool. expér. 5. sér. t. 8, 1911).

Bei der Larve von *Lasius flavus* Deg. unterscheidet Karawaiew (1898) nur drei histiologisch und anatomisch verschiedene Abschnitte, den röhrenförmigen Dünndarm, welcher, vorn blind geschlossen, nie frei endigt (gegen Nassonow 1886), sondern mit dem Mitteldarm verwachsen ist, den Dickdarm und das Rektum.

Die *Anthrenus*-Larve läßt nach Möbusz sogar nur zwei Abschnitte des Proctodaeums erkennen, den „Krummdarm" und das Rektum.

Ein sehr merkwürdiges Verhalten des Enddarms der Larve von *Apanteles glomeratus* L. (Braconidae) ist neuerdings durch Weißenberg (1908) näher bekannt geworden, nachdem die vom Darm gebildete „Schwanzblase" schon von Ratzeburg (1844) entdeckt und seither in mannigfacher Weise zu deuten versucht worden ist (von Seurat 1899 als hypertrophisches letztes Körpersegment), während Kulagin (1892) sie schon in ihrer wahren Natur erkannt hatte. Der Enddarm stülpt sich (außer Kommunikation mit dem Mitteldarm) in Form einer großen, kugelrunden, prall mit Blut gefüllten Blase aus der Afteröffnung vor (Fig. 175), welche sich wieder in den Körper hinein zurückstülpt, wenn die parasitär (in der Raupe von *Pieris brassicae* L.) lebende Larve ihr Wirtstier verläßt. Von Bedeutung ist die Tatsache, daß der Herzschlauch in diese „Schwanzblase" hineinragt und aus ihr durch ein sehr großes Ostium Blut aufnimmt. Weißenberg deutet daher den Enddarm als „Blutkieme", als ein Respirationsorgan, welches die Larve in dieser Form zur Ausbildung gebracht hat in Anpassung an ihre endoparasitäre Lebensführung. Damit, daß der Enddarm in den Dienst der Atmung tritt, steht übrigens die *Apanteles*-Larve nicht isoliert unter den Insekten, wie die darmatmenden Odonatenlarven lehren (vgl. Respirationsorgane). Im übrigen sei auf Weißenberg's Originalmitteilung verwiesen.

Endlich sei noch darauf aufmerksam gemacht, daß der Larvendarm (Rektum) der Odonaten nicht nur zur Kotausleitung und Respiration dient, sondern auch durch kräftige Kontraktionen seiner Muskulatur das in ihn eingepumpte Wasser plötzlich auspressen und durch den Rückstoß das Tier sprungweise vorwärts treiben kann.

Mit dem Foramen ani, welches gewöhnlich durch seinen Sphinkter geschlossen gehalten wird, geht der Enddarm, welcher genetisch eine Einstülpung des Ektoderms ist, direkt in die äußere Haut des Analsegmentes über, sein Epithel in das Hautepithel, seine Intima in die Chitincuticula der Haut.

2. Der gewebliche Aufbau (Histiologie) des Darms.

Die Darmwand wird in ihrer Gesamtheit von zwei Gewebsschichten gebildet: dem Darmepithel und der Pleura (Entopleura). Wir werden zuerst das Epithel der drei Darmabschnitte besprechen.

Vorder- und Enddarm tragen den Stempel ihres unzweifelhaft ektodermalen Ursprungs histiologisch insofern, als sie (im Gegensatz zum Mitteldarm) mit einer Chitinintima ausgekleidet sind. Wie an der Oberfläche des Hautepithels entsteht auch hier (van Gehuchten 1890, Deegener gegen Bütschli und Möbusz 1897) diese Chitinschicht nicht, indem eine flüssige, später erhärtende Substanz ausgeschieden wird; sondern die Epithelzellen verwandeln ihr oberflächliches Plasma selbst in Chitin, wobei oft nur ein sehr geringer Rest des Zel-

körpers mit dem Kern übrig bleibt, ja (z. B. am Rektum von *Cybister* [Deegener] und nach Beauregard's [1885] und List's [1887] Beobachtungen am Ösophagus) sogar das ganze Epithel restlos zur Chitinbildung aufgebraucht werden kann. Dieses Verhalten erscheint jedoch im allgemeinen nur bei ausgebildeten Insekten möglich, die sich nicht mehr häuten und somit keiner Matrixzellen für den Ersatz des abgestoßenen Chitins mehr bedürfen. Bemerkenswert ist, daß bei der Larve von *Chrysopa* nach Mc.Dunnough (1909) dem ganzen Dünndarm die Chitinintima fehlt, dagegen in einem Teile desselben ein Stäbchensaum zur Entwicklung kommt.

Die Dicke, Festigkeit und Struktur der Intima wechselt sehr in den verschiedenen Darmregionen. Diese Verhältnisse im einzelnen darzulegen, gestattet der Raum nicht. Doch mögen die Cuticularbildungen erwähnt sein, welche in der vorderen Partie des Stomodaeums nicht selten auch in weiterer Entfernung vom Munde bei vielen Insekten in Form verschiedener borsten- und hakenförmiger, chitinöser Fortsätze auftreten, welche, in das Lumen vorragend, in der Regel die Aufgabe haben dürften, die Nahrung nach hinten befördern zu helfen, in manchen Fällen auch wohl zerkleinernd auf den Darminhalt wirken können (vgl. den Abschnitt über den Proventriculus). Auch am Anfang des Enddarms kommen (im Pylorusabschnitt) ähnliche Cuticularbildungen vor (Larve von *Cybister, Dytiscus, Tenebrio molitor* L. u. a.).

Epithel des Stomodaeums und Proctodaeums.

Die Epithelschicht beider Darmabschnitte pflegt in den meisten Teilen nur schwach entwickelt zu sein, und die sie aufbauenden Zellen sind gewöhnlich breiter als hoch, kubisch bis platt. Überall ist das Epithel durchaus einschichtig und mit Ausnahme gewisser Partien homomorph, d. h. von nur einer Zellart aufgebaut. Im Vorderdarm kann es durch Einlagerung einzelliger (Speichel-) Drüsen, im Enddarm durch die bei vielen Insekten entwickelten Rektaldrüsen polymorph werden.

Die Drüsenzellen des Ösophagusepithels werden als Speicheldrüsen gedeutet und sind bei *Melolontha vulgaris* Fabr., *Cetonia aurata* L., *Oryctes* (Sirodot 1858) gefunden worden; sie liegen als große ovoide Zellen außerhalb des Epithels, das nur ihr Ausführgang durchsetzt, um in das Ösophaguslumen einzumünden. Mingazzini (1889) hat diese Drüsenzellen bei den Larven der Lamellicornia studiert; sie sind differenzierte Bestandteile des Epithels selbst, dem sie genetisch angehören, und liefern ein alkalisches Sekret. — Ich selbst konnte (1904) bei der Puppe von *Cybister* im Ösophagus später wieder verschwindende und der Larve fehlende, acidophile Drüsenzellen nachweisen.

Die Zellen des Epithels bilden zuweilen keine zusammenhängende Schicht, sondern werden (Mundhöhle und Kropf der *Chrysopa*-Imago) oft von größeren Interzellularräumen unterbrochen (Mc. Dunnough). Ähnlich verhalten sich die Zellen am Vorderdarm bei Raupen (*Malacosoma castrense* L.) Fig. 176. Eine Basalmembran fehlt hier, und die Zellen besitzen keine gemeinsame Basis und schließen sich nicht überall mit ihren Seitenflächen eng aneinander.

Der Imaginalring des Ösophagus, wohl überall bei den Larven und Imagines entwickelt, verdient diesen Namen eigentlich nicht, denn seine Proliferationen liefern nicht ausschließlich imaginale Zellen (während

der Puppenperiode), sondern auch larvale zum Wachstum des Vorderdarms. Immerhin kann die einmal eingebürgerte Bezeichnung für diesen Abschnitt beibehalten werden, welcher in ähnlicher Form und Bedeutung auch am vorderen Enddarmende entwickelt zu sein pflegt. Sein histiologischer Aufbau charakterisiert ihn durch den Besitz der Intima als Teil des Stomo- bzw. Proctodaeums, und sein Epithel verhält sich regelmäßig mehr oder minder auffallend anders als das des ganzen übrigen Darms und besteht meistens aus zylindrischen Zellen, welche das Lumen etwas verengen, wenn nicht der sogenannte „Rüssel" entwickelt ist.



Fig. 176.
Querschnitt durch den Pharynx einer Raupe von *Malacosoma castrense* L. Vergr. ca. 80 : 1. (Deegener 1908.)
d Dilatatoren; *m* Muskeln; *Ep* Epithel; *in* Intima.

Pylorus. Der histiologische Bau des Pylorusabschnittes unterscheidet ihn ebenso wie sein Querschnittsbild, seine starke Muskulatur und nicht selten die Beschaffenheit seiner Intima von den übrigen Enddarmabschnitten. Ich fand in Übereinstimmung mit Mc.Dunnough's Bericht über *Chrysopa* (Imago), Russ' über *Anabolia* (Larve) und Rengel's über *Tenebrio molitor* L. (Larve) seine Intima mit Chitinhäkchen ausgestattet bei der Larve (nicht bei der Imago) von *Cybister* und bei der Raupe von *Malacosoma castrense* L. Bei *Chrysopa* und der Larve von *Cybister* sind sechs starke Längsfalten entwickelt. Die Anordnung der Ringmuskeln, welche hier z. T. von (äußerer) Faltenkante zu Faltenkante ziehen, veranschaulicht Fig. 177. In manchen Fällen (Lepidopterenlarven) schiebt sich zwischen den Imaginalring und den Pylorus noch ein kurzer differenter Abschnitt ein. [Seine Intima ist stärker als die des Imaginalringes, schwächer als die des Pylorusabschnittes, seine Wand ist zellenarm und dünn, eine Basalmembran fehlt. Nach dem Pylorus

zu werden die Zellen schnell höher und stehen dichter. Die Intima erhält einen dichten Besatz feiner Chitinhäkchen, und die starke Ringmuskulatur des Sphinkters ist auch hier entwickelt. Man kann jenen eingeschobenen Abschnitt als vorderen Pylorusteil bezeichnen.] Das Epithel ist bald ziemlich niedrig, bald höher bis hochzylindrisch (*Anabolia*-Larve).

Dünndarm. Die Zellen des Dünndarms sind oft von sehr beträchtlicher Größe, namentlich bei den Larven, deren Zellen überhaupt ganz allgemein größer zu sein scheinen als die entsprechenden der Imagines. Die großen Kerne geben den Dünndarmzellen eine gewisse Ähnlichkeit mit Drüsenzellen. Ihre Hauptachse scheint in der Regel kürzer zu sein als die Nebenachsen, und eine parallel der Hauptachse verlaufende, also senkrecht auf der Ober- und Basalfläche stehende dichte und deutliche Streifung, welche aus der Form und dem Verlauf des plasmatischen Gerüstwerkes (Linoms) resultiert, ist recht charakteristisch für diese Zellen (Fig. 178). Übrigens kommt es vor, daß sie nicht in allen Teilen des Dünndarms vollkommen gleichförmig entwickelt sind; so finden wir beispielsweise die Wand seines vorderen und hinteren Abschnittes bei der *Cybister*-Larve übereinstimmend im Querschnitte, dreilappig gebaut und mit verhältnismäßig hohen Zellen ausgestattet, seine mittlere Partie dagegen im Querschnitte ausgeprägt sechslappig und von viel niedrigeren Zellen ausgekleidet. Bei der Raupe von *Malacosoma castrense* L. findet sich im Bereich des hinteren Dünndarmsphinkters, welcher das Rektum gegen den übrigen Darm abschließt, ein abweichender Bau der Epithelwand, deren große Zellen die charakteristische Streifung verlieren, während der Intima eine starke Innenlamelle aufgelagert ist.

Fig. 177.
Querschnitt durch den Pylorusabschnitt einer erwachsenen Larve von *Cybister*. Vergr. 125 : 1. (Deegener 1904.)
alm äußere Längsmuskeln; *ilm* innere Längsmuskeln; *rm* Ringmuskeln; *bm* Basalmembran; *ep* Epithel; *i* Intima.

Das morphologische Verhalten der Dünndarmzellen macht es sehr wahrscheinlich, daß sie ihre Tätigkeit nicht mit der Ausbildung ihrer Chitinintima erschöpfen. Wenn man die geringe wirkliche Stärke der

PROPERTY OF
Z. P. METCALF

Chitinschicht berücksichtigt, wird man in ihr kaum eine Vorkehrung erblicken dürfen, welche den Durchtritt gelöster Nährstoffe vollkommen unmöglich mache. Doch wurde von einigen Autoren die Resorptionsfähigkeit des Dünndarms unter Hinweis auf die Intima in Abrede gestellt. Für die Möglichkeit einer resorbierenden Tätigkeit dieses Darmabschnittes haben sich Frenzel, Möbusz, Deegener, Metallnikoff u. a. ausgesprochen. Mingazzini (1889) fand seine Intima vielfach von Poren durchsetzt und vertritt die Ansicht, daß die feinen ungelösten Nahrungsbestandteile durch diese hindurchtreten, dagegen gelöste Stoffe (Zucker, Salze) schon im Mitteldarm aufgesogen werden.

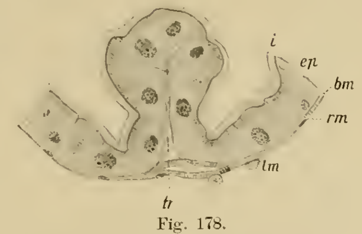


Fig. 178.
1/3 eines Querschnittes durch den Dünndarm von *Cybister* (Imago) nahe dem hinteren Ende. Vergr. 125 : 1. (Deegener 1904.)
i Intima; *ep* Epithel; *bm* Basalmembran; *rm* Ring-, *lm* Längsmuskulatur; *tr* Trachee.

Die Fähigkeit, verdaute Stoffe zu resorbieren, erkennen Simroth (1878) und Mingazzini (1889) dem erwähnten sackförmig erweiterten Enddarmabschnitte zu, welcher den Lamellicornialarven eigen ist (Ramdohr's „Dickdarm"). Seine Intima trägt verzweigte Chitinbäumchen (Fig. 179), zwischen welchen sich zerstreute, sehr feine Poren vorfinden, die übrigens auch zu Gruppen vereinigt sein können (*Anomala*); diese sollen selbst von festen Nahrungsbestandteilen durchsetzt werden können (Mingazzini). Simroth betrachtet den Sack mit seinen auffallenden Chitinfortsätzen als einen Zerkleinerungsapparat, welcher den Inhalt für die Resorption vorbereitet. — Auch der Dünndarm der Muscidenlarven soll (Fett) resorbieren (Weismann).

Erwähnt sei an dieser Stelle ein von Möbusz (1897) bei den



Fig. 179.
Chitinbäumchen aus der sackförmigen Erweiterung des Enddarmes von *Osmoderma eremita* Scop. (Larve). Vergr. (Nach Simroth aus Biedermann 1910.)

Larven von *Anthrenus* und *Attagenus* gefundenes eigenartiges Verhalten: der „Krummdarm" besitzt einen nach hinten sich auswölbenden, ziemlich geräumigen Blindsack, dessen hintere Fläche epithelfrei bleibt, also nur von einer Chitinmembran (Intima) gebildet wird und ein kreisrundes „Fenster" darstellt.

Bemerkt sei schließlich noch, daß der Dünndarm selbst wieder zwei differente Abschnitte aufweisen kann. Dies trifft nach Russ für die Larve von *Anabolia* zu. Der vordere Abschnitt ist mit Plattenepithel ausgekleidet, die Kerne sind platt und klein, die Intima zart. Das ganze Epithel bildet zahlreiche kleine Falten. Der zweite Abschnitt unterscheidet sich von ihm durch größere Falten, durch Zähne der vier- bis fünfmal stärkeren Intima, welche sich analwärts in sechs Längsstreifen anordnen, und durch die höheren Epithelzellen. Das Ende dieses Abschnittes ist oft fernrohrartig in den Dickdarm eingestülpt, sein Lumen ist enger, und seine Intima entbehrt der sechs gezähnten Streifen. — Ich kann mich Russ in der Bezeichnung des von ihm „Dünndarm" genannten Abschnittes nicht anschließen und glaube vielmehr, daß er zum Pylorusabschnitt zu ziehen sei, welcher dann hier allerdings eine ziemlich komplizierte Beschaffenheit angenommen hat, aber wohl mit den bei den Lepidopterenlarven uns begegnenden Verhältnissen in Vergleich gestellt werden kann (vgl. Pylorus). Der von Russ als Dickdarm beschriebene Abschnitt würde dann als Dünndarm zu bezeichnen sein, wobei der Name natürlich nicht in der Wortbedeutung zu verstehen ist, da gerade dieser Darmteil stark aufgetrieben (dick) erscheint. Für diese Auffassung spricht seine relative Länge ($^1/_2$ des ganzen Proctodaeums), vor allem aber die Größe und senkrechte Streifung seiner großkernigen Zellen sowie die dünne Intima.

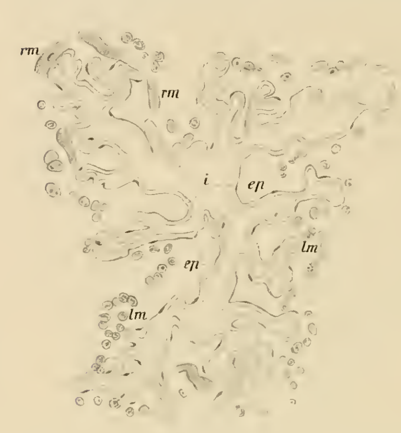


Fig. 180.
Querschnitt durch das Rectum einer erwachsenen Larve von *Cybister*. Vergr. 75 : 1. (Deegener 1904.)
rm Ring-, *lm* Längsmuskeln; *ep* Epithel; *i* Intima.

In den Dünndarm münden nach P. Mayer bei *Pyrrhocoris apterus* L. vor den Vasa malpighii kurze Anhänge ein, deren Sekret anscheinend dem der Speicheldrüsen gleiche.

Rektum. Am Rektum ist die sechslappige Faltenbildung in der Regel nicht so deutlich entwickelt wie im Dünndarm, sondern die Anzahl der Falten erhöht sich oft sehr beträchtlich. Sein Epithel, im wesentlichen mit dem seiner Ausstülpung, des Coecums, übereinstimmend, wird in demselben Maße niedriger, in welchem seine Intima an Dicke zunimmt. Daß in manchen Fällen bei den fertigen Insekten die Epithelschicht ganz fehlen kann, wurde schon erwähnt; aber auch bei den Larven

kann das Epithel so platt werden, daß es das Aussehen eines zarten plasmatischen Häutchens mit spärlich eingestreuten Kernen gewinnt (Fig. 180).

Rektaldrüsen. Von Swammerdam bei der Honigbiene schon gesehen, von Suckow bei *Vespra crabro* L., von Léon Dufour bei Orthopteren und Neuropteren, von Lyonet und Treviranus bei Lepidopteren gefunden, wurden diese Organe erst von Leuckart eingehender studiert und als Drüsen angesprochen. Von ihm stammt die Bezeichnung „Rektaldrüsen". Leydig beschrieb sie zuerst genau von *Musca vomitoria* L. Gegenbaur deutet sie als Rudimente von Tracheenkiemen.

In vollendetster Ausbildung zeigen sich die Rektaldrüsen bei den Dipteren, wo sie ziemlich allgemein in der Vierzahl verbreitet zu sein scheinen und als konische Zäpfchen in den Darm hineinragen. Ihre



Fig. 181.
Längsschnitt durch die Mittelebene einer Rectaldrüse von *Chrysopa perla* L. Vergr. 450 : 1. (Mac Dunnough 1909.)
RD Rectaldrüse; *GS* Zellen der Grenzschicht; *Rw* Wand des Rectums; *cr* Chitinring; *ch* Chitinhäkchen; *tr* Trachee; *rm* Ring-, *lm* Längsmuskeln; *cs* Intima.

Intima ist mit Chitinbörstchen besetzt. Die Höhlung jeder Rektaldrüse füllen Bindegewebe und reichliche Tracheen aus, und ein Nervenstämmchen tritt an sie heran.

Bei den Hymenopteren sind in der Regel sechs längliche, flache, von einem Chitinring eingefaßte Rektaldrüsen vorhanden, welche reich mit Tracheen versorgt sind und über welche die Rektalintima hinwegzieht. Das bei den Dipteren ausgiebig entwickelte Bindegewebe tritt hier stark zurück. Die Gestalt der Drüsen ist bei den Arten ziemlich verschieden, bald länglich (*Apis, Vespa*), bald kreisrund (*Formica*), der Bau indessen bei allen ziemlich übereinstimmend. Ihre Anzahl kann variieren. Nach Leuckart haben die Ichneumoniden teils vier, teils (*Ophion luteus* L.) zwölf.

Forficula hat sechs runde, die Orthopteren besitzen ebenso viele längliche Rektaldrüsen; das Gleiche gilt für die Odonaten und Neuropteren (Chun). Bei der Imago von *Chrysopa* treten gleich am Anfang

des erweiterten Rektums die Rektaldrüsen auf. Sie bilden drei Längsreihen von je zwei rundlichen Drüsen, welche, zapfenförmige Erhebungen der Rektalwand bildend, von einer mit zahlreichen kleinen Häkchen besetzten chitinösen Intima gegen das Darmlumen abgegrenzt sind, welche sich an der Grenze zwischen Drüse und Rektalwand zu einem starken Chitinring verdickt (McDunnough) Fig. 181.

Auch bei den Trichopteren sind diese Drüsen entwickelt, deren Entstehung während der Nymphose neuerdings von Russ (1908) studiert worden ist. Sie entstehen in sechs Gruppen aus Deszendenten des larvalen Epithels des „Dickdarms", und im Ganzen sind mehr als 30 vorhanden; jede Rektaldrüse besteht aus mehreren großen Zellen (Fig. 182).

Bei *Lipeurus jejunus* Nitsch (Kramer 1896) und *Phthirius pubis* L. (Graber 1872) sind ebenfalls Rektaldrüsen nachgewiesen worden, deren sechs von eiförmiger Gestalt auch in dem stark erweiterten Rektum von *Pulex* entwickelt sind (Chun-Lass 1905).

Die Rektaldrüsen der Lepidopteren entstehen erst während der Puppenperiode aus dem proliferierenden Epithel des Enddarms (Dünndarms). Nach Verson (1905) sind bei *Bombyx mori* L. schon im Larvenzustande differente Komponenten des Epithels vorhanden, aus welchen die Rektaldrüsen hervorgehen. Ich (1908) konnte dagegen bei *Malacosoma castrense* L. konstatieren, daß sich die Mutterzellen dieser Drüsen erst während der Epithelproliferation morphologisch differenzieren, also als solche bei der Larve noch nicht vorhanden sind. Ihre Form bei der Imago gibt Fig. 183 wieder. Rektum und Coecum sind im ganzen mit 60—200 dieser Organe ausgestattet. Zellgrenzen sind in den Drüsen nicht nachweisbar.



Fig. 182.
Junges Stadium einer sogenannten Rectaldrüse (aus dem Darm einer 5 Tage alten Puppe). Vergr. 275:1. (Russ 1907.)
Dep Dickdarmepithel; *rm* Ringmuskeln; *F* basale Zellschicht der Rectaldrüsen.

Bei den Coleopteren (exkl. Silphidae), Rhynchoten und allen Larven fehlen diese Organe scheinbar ganz. Chun betrachtet sie als sezernierende Drüsen, nicht als Respirationsorgane.

Im Anschluß an die Rektaldrüsen mögen eigentümliche Anhänge des Enddarmendes Erwähnung finden, welche Chun (1876) von der *Eristalis*-Larve beschrieben hat. Es sind den After umstellende Blindschläuche, welche Ausstülpungen der Rektalwand darstellen und wie diese gebaut sind. An ihre Spitze setzen sich zwei Muskelfasern an, und ihre Wand ist von Tracheen umsponnen. Chun fand sie öfter mit Kot gefüllt. „Stülpt nun die Larve, jedenfalls dadurch, daß sie das Blut nach dem After preßt, die Drüsen aus, etwa wie man einen Handschuhfinger umstülpt, so kommen die Tracheen und die Muskeln in ihr Lumen zu liegen. Dabei findet nicht bloß eine Entleerung der Speisereste statt, sondern aller Vermutung nach auch ein respiratorischer Gasaustausch, wie daraus hervorgeht, daß die Schläuche längere Zeit nach dem Hervorstülpen im Wasser flottieren" (Chun).

Mitteldarm.

Die Zellen des Mitteldarmepithels unterscheiden sich von den Vorder- und Enddarmepithelien durch die Unfähigkeit, eine Chitinintima zur Ausbildung zu bringen. Ihre Oberflächendifferenzierung scheint niemals chitinös[1]) zu sein, sondern erscheint von anderer stofflicher Zusammensetzung und tritt sehr häufig in Gestalt eines Stäbchensaumes (Rhabdoriums) auf. Die Stäbchen sind dicht gedrängt stehende, extrazelluläre Fortsätze der Zelloberfläche (Frenzel 1885), welche sich basalwärts in die Gerüstfäden des Plasmas fort- oder doch an diese ansetzen. An die Basis des Stäbchensaumes schließt sich nicht selten eine einfache oder doppelte Körnerreihe an (*Dytiscus*, Lepidopterenlarven, *Chrysopa*-Larve u.a.); Fig. 184. Die herrschende Ansicht sieht in den Stäbchen unbewegliche Bildungen, welche als solche von den Cilien (Wimpern) und Flagellen (Geißeln) wohl zu unterscheiden sind. Die letzteren beiden Formen extracytärer Differenzierungen sind bei den Insekten bisher nicht nachgewiesen und scheinen dem ganzen Stamm der Arthropoden zu fehlen. Indessen wollen einige Autoren, so Mingazzini (1889) bei Lamellicornia-Larven eine langsame Bewegung der Stäbchen beobachtet



Fig. 183.
Stück eines Querschnittes durch die Darmwand einer jungen Imago von *Malacosoma castrense* L. ♀ mit Rectaldrüsen. Vergr. 340 : 1. (Deegener 1908.)
ini Intima; *bm* Basalmembran; *baz* Basalzellen: *dr* Rectaldrüsen; *Ep* Epithel der Darmwand; *bk* basophile Körnchen.

[1]) Dagegen kann eine basale Chitinmembran von ihnen gebildet werden (Hydrophiliden).

haben, welche sich dem Darminhalt mitteile. Die Frage nach der Bedeutung des Stäbchensaumes ist verschieden beantwortet worden. Van Gehuchten (1890) ist der Ansicht, daß der Stäbchensaum für die sekretorische Funktion der Zellen, die ihn tragen, nicht erforderlich sei, weil er, durch diese Tätigkeit zerstört, unbeschadet ihrer Fortdauer nicht neugebildet wird. Daß er mit der Sekretionsfähigkeit nichts zu tun habe, zeigt ferner der Umstand, daß die Stäbchen bei manchen Insekten überhaupt fehlen. Nach meinen eigenen Beobachtungen namentlich an der Larve von *Malacosoma castrense* L. (1908) und *Deilephila euphorbiae* L. (1909) schieben sowohl die Sekretkugeln als auch das diffuse Sekret der Epithelzellen bei ihrem Austritt die Stäbchen beiseite. Vielleicht ist das Rhabdorium eine Vorkehrung, welche auch dann den Weg für das austretende Sekret frei zu halten bestimmt ist, wenn der Darminhalt bei starker Füllung des Mesenterons der Epitheloberfläche eng anliegt. Als eine Schutzvorrichtung gegen Verletzungen durch die Nahrung (Frenzel) vermag ich die Stäbchen nicht anzusehen wohl aber spielen sie möglicherweise eine unterstützende Rolle bei der Resorption; denn wie sie das austretende Sekret nach Art eines Schwammes gleichmäßig über die Innenwand des ganzen Mitteldarms verteilen, könnten sie den verflüssigten Nahrungsbestandteilen gegenüber in ähnlicher Weise in Tätigkeit treten und so zur sicheren und schnelleren Aufsaugung der Nährlösung beitragen.

Eine Oberflächendifferenzierung kann auch in anderer Gestalt entwickelt sein, z. B. als einfache zarte Membran (Larve von *Lasius flavus* Deg. nach Karawaiew 1898). Die ältere Auffassung, nach welcher es sich in dem Rhabdorium um eine von Poren durchsetzte Chitinmembran handelt (Vangel, Beauregard, List, Bordas, Adlerz, Schiemenz u. a.) dürfte jetzt allgemein aufgegeben sein. — Bei der Larve von *Galleria mellonella* L. fehlt eine Oberflächendifferenzierung überhaupt (Metalnikoff). Da das Rhabdorium sich oft bei derselben Art, ja bei demselben Individuum verschieden verhalten und bald fehlen, bald deutlich entwickelt sein kann, empfiehlt Semichon (1903) zu seinem Studium solche Flüssigkeiten, welche (wie das Bouchardatsche Reaktiv) eine Koagulation des Albumins und Peptons und damit eine künstliche Veränderung des Stäbchensaumes nicht hervorrufen.

Das stets einschichtige Mitteldarmepithel besteht entweder nur aus einer Zellart (abgesehen von den Regenerationszellen an der Epithelbasis oder im Kryptenfundus), welcher dann sowohl die Sekretbildung als auch die Resorption (Plateau, Metalnikoff u. a.) obliegt, oder aus zwei verschiedenen Zellarten, welche beide sicher sekretorisch tätig sind, wenngleich sie verschiedene Sekrete produzieren. Da die Zellen, welche stets in der Mitteldarmwand angetroffen werden (Nährzellen) nach übereinstimmenden Angaben vieler Autoren in der Regel Sekretkugeln abscheiden, welche im Darmlumen noch längere Zeit ihre Form behalten können, sollte man sie unter einem bestimmten Namen (Frenzel nennt sie Zylinderzellen, ich habe den Namen Sphaerocyten vorgeschlagen) zusammenfassen und von den nur bei manchen Hexapoden (Lepidopterenlarven, *Cetonia aurata* L., *Gryllotalpa*, Ephemeriden, Aeschniden) entwickelten Becherzellen (Leydig, List u. a.) oder Calycocyten (Deegener) unterscheiden, deren acidophiles diffuses Sekret niemals in Kugelform auszutreten scheint. Auf diese Unterscheidung ist um so mehr zu dringen, als die Calycocyten und Sphaero-

cyten zwei morphologisch und physiologisch unzweifelhaft verschiedene Zellarten sind, zwischen welchen Übergänge nicht existieren.

Die Form und Plasmabeschaffenheit aller Mitteldarmzellen wechselt mehr oder minder im Anschluß an ihren jeweiligen Funktionszustand. Der Sekretionsvorgang der Sphaerocyten (Fig. 184) wurde von vielen Autoren, besonders eingehend von v. Gehuchten (1890) und mir (1909) studiert. In allen wesentlichen Punkten besteht Übereinstimmung bei den zahlreichen Insekten, welche beobachtet wurden. Fig. 184a, b, c gibt drei Zustände der Sphaerocyten wieder: vor (a), während (b) und nach (c) der Ausstoßung der Sekretkugeln. Eine präformierte Öffnung für den Austritt des Sekretes existiert nicht. Indem die flüssige Sekretmasse durch das Rhabdorium, seine Stäbchen auseinanderdrängend, hindurchtritt, nimmt sie die Form einer

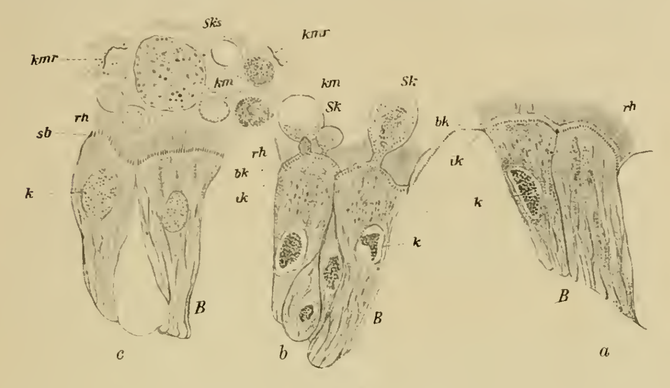


Fig. 184.
Zellen in verschiedenen Zuständen aus dem Darm einer normal ernährten Raupe von *Deilephila euphorbiae* L. nach $3\frac{1}{2}$ stündigem Hungern. Vergr. 340 : 1. (Deegener 1909).

B Zweite Zellart des Mitteldarmepithels (Sphaerocyten); *rh* Stäbchensaum (Rhabdorium); *k* Kerne; *ik* innere Körnerreihe; *bk* Basalkörnerreihe des Stäbchensaums; *Sk* Sekretkugeln; *Sks* Sekretkugelsekret; *km* Sekretkugelmembran; *kmr* Reste der Sekretkugelmembran; *sb* Stäbchenbasis. — Die Sekretionsphasen folgen aufeinander von rechts nach links (*a*—*c*).

Kugel an, welche sich peripherisch mit einem zarten Häutchen umgibt. Bald treten mehrere, bald nur eine Sekretkugel an jeder Zelle auf. Ihr von dem Häutchen umschlossener Inhalt erscheint (an fixiertem Material) entweder ganz hyalin oder körnelig. Unter der sich ablösenden und zuletzt nur noch durch einen Stiel mit der Zelloberfläche verbundenen Kugel schließt sich die Zelle (der Stäbchensaum und seine Basalkörnerreihe) wieder, während die Sekretkugel noch einige Zeit ihre Form behält, bevor sie im Darmlumen zerfällt. In anderen Fällen soll der Stäbchensaum während der Sekretion verschwinden.

Ganz anders verhalten sich die sogenannten Schleimzellen, für welche zutreffender der Ausdruck Becherzellen (Calycocyten) angewendet würde, weil ihr Sekret (wenigstens bei den Lepidopterenlarven) durchaus nicht schleimig ist. Während die Sphaerocyten,

wenngleich vielleicht nicht permanent, so doch in den Pausen zwischen je zwei Sekretionsphasen jedenfalls resorbierend tätig sind, haben wir in den Becherzellen allem Anscheine nach nur sezernierende Elemente vor uns. Ihr Sekret verdrängt bei vollständiger Füllung fast das ganze Plasma, welches dann die Sekretvacuole nur noch als dünne Schicht umhüllt, während der Zellkern in der Regel an der Basis liegt. Bei der Entleerung tritt an der Oberfläche der Zelle eine (sonst nicht vorhandene) Öffnung auf, durch welche das Sekret in das Darmlumen fließt. Der Austritt erfolgt nicht plötzlich, sondern allmählich, und der Kern folgt der Sekretvacuole bis zur Mitte der Zelle, jedoch nicht über diese hinaus, oberflächenwärts (Fig. 185 a, b, c). Jede dieser Zellen ist ebenso wie die Sphaerocyten zu wiederholten Sekretemissionen fähig.

Es ist eine bemerkenswerte Tatsache, daß die Sekretentleerung nicht erst dann stattfindet, wenn das Tier Nahrung aufgenommen hat, sondern daß sie der Nahrungsaufnahme vorangeht, die Nahrung also das Sekret schon vorfindet. (*Deilephila euphorbiae* L.-Larve; *Dytiscus*-Imago.)

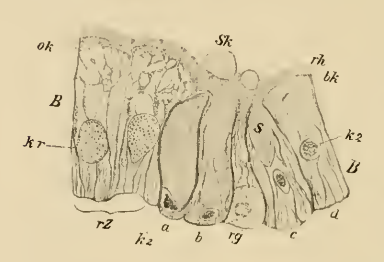


Fig. 185.

Darmepithel einer normal ernährten Raupe von *Deilephila euphorbiae* L. während der Nahrungsaufnahme; kombiniertes Bild. Vergr. 340:1. (Deegener 1909.)

a sekreterfüllte Calycocyte vor dem Sekretaustritt; *b* dieselbe während des Sekretaustrittes; *c* ein auf *b* folgender Zustand; *d* übergangszustand von der Sekretabgabe zur Ruhe; *B* Sphaerocyten; k_2 Kerne; *bk* Basalkörnerreihe; *rh* Stäbchensaum; *Sk* Sekretkugel; *ok* Körnchenzone der Oberfläche der Sphaerocyten (*B*); *kr* Kern der ruhenden Zelle (*rZ*); *rg* Regenerationszelle.

Der Ablauf der Verdauung stellt sich nicht überall in der gleichen Weise dar. Während manche Raupen fast ununterbrochen fressen (Sphingiden) und schon eine Stunde nach vollständiger Sättigung sehr unruhig nach Futter suchen, obwohl der Kropf und Mitteldarm noch fast vollständig mit Nahrung angefüllt sind, verweigern Käfer (*Dytiscus*) oft noch länger als 24 Stunden nach der Sättigung die Nahrungsaufnahme. Bei ihnen wird die Nahrung im Kropfe verflüssigt und tritt dann in den Mitteldarm über, wo die Verdauung fortgesetzt wird und die Resorption stattfindet, um möglicherweise erst im Dünndarm zum Abschluß zu gelangen. Obwohl Kropf und Mitteldarm nahrungsleer sind, wird doch nicht immer sofort wieder zur Neufüllung geschritten. Dies hängt einerseits wohl mit dem verschiedenen Ernährungsbedürfnis zusammen, das bei Larven ausgeprägter zu sein pflegt als bei fertigen Insekten, andererseits mit der Beschaffenheit der Nahrung und schließlich mit der Leistungsfähigkeit der Verdauungsorgane, welche übrigens dem Ernährungsbedürfnis genau entspricht.

Es ist bekannt, daß Insekten (Larven wie Imagines) oft lange Zeit ohne Nahrungszufuhr leben können, ja daß manche Imagines überhaupt nicht mehr fressen. Diese Fähigkeit langen „Hungerns" verdanken die Tiere in erster Linie ihrem reich entwickelten Fettkörper, welcher für längere Zeit ausreichende Reservenahrung enthält. Am längsten bleiben Larven vor der Verpuppung (*Lyda*, *Cim-*

bex u. a.) und Puppen ohne Nahrungszufuhr, indem sie oft nicht nur einmal überwintern, wie ja viele Larven und Imagines auch, sondern mehrere Jahre ohne Nahrung in ihrem Versteck ruhen. Über die Physiologie dieser Zustände sehr herabgesetzten Stoffwechsels ist nichts Näheres bekannt.

Bei der Larve von *Lasius flavus* Deg. ist der Mitteldarm von großen prismatischen großkernigen Zellen ausgekleidet und homomorph. Ob sie den Sphaerocyten gleichzusetzen seien, geht aus Karawaiew's (1898) Darstellung nicht hervor. Mit den Calycocyten sind sie jedenfalls nicht identisch. Ihre resorbierende Tätigkeit wird durch die in ihnen gelegenen zahlreichen Fetttröpfchen wahrscheinlich gemacht. — Das Mitteldarmepithel der *Anthrenus*-Larve besteht aus einer Schicht hoher zylindrischer Zellen (Möbusz), das der *Chrysopa*-Larve aus großen polygonalen Zellen, welche am vorderen Ende des Darms lang gestreckt und etwas kolbenförmig sind, und deren Längsachse mindestens das dreifache der Querachsen beträgt, die jedoch analwärts platter und breiter werden und fast kubische Form annehmen (Mc. Dunnough). — Hochzylindrisch und schlank sind die Nährzellen bei *Anabolia laevis* Zett. (Larve); an der Basis stark verschmälert, oberflächenwärts mehr oder minder stark verbreitert und konvex vorspringend (keulenförmig) bei Raupen, Käfern u. a. — Bemerkt sei noch, daß bei *Anabolia* (Larve) zwar nur eine Zellart entwickelt ist, daß diese aber außer den Sekretkugeln noch andere (acidophile) Sekrete liefert. Ob diese letzteren mit jenen der Calycocyten als identisch angesehen werden können, ist nicht sicher aber wahrscheinlich, wenngleich Russ es für möglich hält, daß sie keine Sekrete, sondern Exkrete seien.

Eine ihrem Wesen nach noch nicht genügend aufgeklärte, genetisch wohl dem Mitteldarm zuzuschreibende, wenngleich auch in andere Darmteile sich erstreckende Bildung ist der Trichter (A. Schneider), eine zartwandige membranöse Röhre, welche aus Chitin besteht und die nicht verflüssigte Nahrungsmasse des Darms umschließt, also vom Epithel sondert. Die Ausdehnung des Trichters (der so wenig wie die peritrophische Membran mit dem Stäbchensaum identisch ist) ist sehr beträchtlich, da er von der Vorder-Mitteldarmgrenze bis zum After reicht, wo er jedesmal stückweise mit dem Kot abgestoßen wird. Nach Cuénot entsteht er am vorderen Mitteldarmende, wo er wahrscheinlich den Verlusten an seinem Ende entsprechend neu gebildet wird. Der ganze Schlauch liegt frei im Darmlumen. Der Trichter ist beschrieben von *Hydrophilus*, der Larve von *Chironomus plumosus* L., vorwiegend für kauende Insekten; aber auch bei Lepidopteren und Dipteren wurde er schon vor A. Schneider von Mecznikow, Wagner und Ramdohr gesehen. Nach Möbusz (1897) soll bei der *Anthrenus*-Larve die Intima des alten, während der Larvenhäutung abgestoßenen Epithels im Darm zurückbleiben und den Trichter bilden (?). — Rengel (1903) äußert sich, Schneider's Trichtertheorie verwerfend, wie folgt: „Da die Insekten nicht ununterbrochen Nahrung aufzunehmen imstande sind, so wechseln auch bei den Epithelzellen Zeiten sekretorischer Tätigkeit mit Zeiten, in denen die Sekretion nachläßt und ganz aufhört. Während solcher Ruhepausen überkleiden sich nun die Mitteldarmzellen an ihrer dem Lumen zugewandten Seite mit einer zarten Membran, einer wahren Intima, die bei wiederbeginnender Sekretion durch das Sekret abgehoben wird, dann frei in der Darmhöhle liegt und schließlich mit den Exkrementen durch den After aus-

gestoßen wird. Bei vielen Species bleiben diese Membranen so dünn, daß sie bald nach ihrer Loslösung durch die Bewegung des Darms zerrissen werden, wohingegen sie sich bei vielen anderen, z. B. der Imago von *Hydrophilus* und der Larve von *Vespa*, von großer Dauerhaftigkeit erweisen." — Ich selbst vermochte durch meine Beobachtungen an *Dytiscus*, *Deilephila euphorbiae* L. und *Malacosoma castrense* L. Rengel's Auffassung von der Entstehung des Trichters, den er vielleicht mit der peritrophischen Membran identifiziert hat, nicht zu bestätigen. Es wäre wünschenswert, daß Trichter und peritrophische Membran in ihrer Natur und Entstehung vergleichend genau studiert würden, wobei von dem Embryonalzustande ausgegangen werden müßte. Eine genaue morphologische und genetische Präzision dieser verschiedenen Oberflächenbildungen des Epithels erscheint zur Zeit noch nicht möglich. —

Peritrophische Membran. Diese von Balbiani so benannte Membran ist eine bei sehr vielen Insekten entwickelte, die Nahrung einscheidende Bildung, welche wohl nicht dem Trichter Anton Schneider's gleich gesetzt werden kann. Bei den Raupen (*Bombyx mori* L., *Malacosoma*, *Deilephila* u. a.) handelt es sich um einen zarten, wenngleich ziemlich festen, membranösen Schlauch, welcher den Darminhalt vom Epithel sondert und dieses vermutlich vor mechanischen Verletzungen durch die zellulosereiche Nahrung schützt. Sie scheint ein Produkt der Mitteldarmzellen zu sein und besteht (im Gegensatze zum Trichter) nicht aus Chitin. Übrigens gehen die Ansichten über ihre Herkunft auseinander. Während Balbiani, Verson, Mc. Dunnough u. a. sie für eine Cuticularbildung des Mitteldarmepithels halten, soll sie nach v. Gehuchten und Cuénot das Produkt besonderer Zellen dieses Epithels sein, welche am vorderen Mitteldarmende liegen. Imms (1907) läßt sie im vorderen Abschnitte der Cardia entstehen. Dies scheint jedoch nicht für alle Insekten zuzutreffen, und in vielen Fällen ist die Entstehung der peritrophischen Membran dunkel. Sie dürfte mit der als „Cyste" (Ganin) von der *Myrmica*-Larve und (Karawaiew 1898) von der Larve des *Lasius flavus* Deg. beschriebenen Bildung identisch sein, die Karawaiew als dicke gelatinöse Masse schildert, welche den Darminhalt unmittelbar umhüllt und eine geschichtete Struktur zeigt. Sie kann fast die Dicke der Mitteldarmwand erreichen, wobei die Dicke der Schichten nach der Darmachse hin schnell abnimmt. Bei *Formica rufibarbis* F. ist die Verteilung der Schichten nach ihrer Dicke umgekehrt, d. h. die dickste Schicht liegt innen, der Darmachse am nächsten. — In der innersten Schicht wies Karawaiew große Fetttropfen nach. — Russ fand die peritrophische Membran bei der Larve von *Anabolia* und glaubt, daß sie zu dem Stäbchensaum in gewisser Beziehung stehe. Nach Stuhlmann (1907) wird sie (bei *Glossina*) periodisch an der ganzen Innenfläche des Darms gebildet. Die an Stelle des Stäbchensaumes entwickelte Cuticula hebt sich ab, sobald die Funktion des Epithels beginnt.

Die Regenerationszellen.

Die Regenerationszellen sind in ihrer Natur als solche nicht von Anfang an richtig erkannt worden. Basch (1858) entdeckte sie zuerst bei *Blatta* und sprach sie als Drüsenkrypten an, eine Deutung, der sich Frenzel (1885), Faussek (1887), Visart (1894) anschlossen. Demgegenüber wurde dann von Miall und Denny (1886) die Drüsen-

natur der „Krypten" bezweifelt, und Oudemans erkannte sie als Regenerationszellen, worin ihm alle neueren Autoren gefolgt sind, gestützt auf das inzwischen genauer bekannt gewordene Verhalten dieser Zellen.

Man findet die Regenerationszellen entweder an der Basis der Epithelzellen des Mitteldarms in ziemlich gleichmäßiger Verteilung über dessen ganze Wand zerstreut und unscharf von den benachbarten Nährzellen gesondert, bald einzeln (Larve von *Lasius flavus* Deg., Lepidopteren u. a.), bald zu kleinen Zellnestern oder Inseln (epithelial buds, Miall und Denny) vereinigt (*Anthrenus*-Larve, *Chrysopa*-Larve, Larve von *Anabolia*); oder sie liegen am blinden Ende der Divertikel, welche



Fig. 186.
Querschnitt durch den Mitteldarm einer erwachsenen Larve von *Cybister*. Vergr. 125 : 1. (Deegener 1904).

eml Mitteldarmepithel (Stäbchensaum nicht eingezeichnet); *bgw* Bindegewebe; *rm* Ring-, *lm* Längsmuskeln; *mb* Basalmembran; *zr* Regenerationszellen; *zec* Kryptenhalszellen; *mbc* Hüllmembran der Kryptenschläuche.

in größerer Anzahl im ganzen Bereiche des Mitteldarms mancher Insekten (Hydrophiliden, Dytisciden u. a.) entwickelt sind und lokale Ausstülpungen der Epithelwand darstellen. Diese Divertikel oder Krypten fallen insofern alle unter denselben genetischen Gesichtspunkt, als sie überall der epithelialen Wand des Mitteldarms angehören und an ihrem blinden Ende die Regenerationszellen enthalten; im übrigen aber können sie, soweit sie sonst in Tätigkeit treten, eine verschiedene Rolle spielen. Bei der *Dytiscus*-Larve stülpt sich die Darmwand, indem sie die Grenzlamelle vor sich hertreibt, zu zahlreichen Divertikeln aus, deren blindes Ende die Regenerationszellen in dicht gedrängtem Haufen

ausfüllen. Bei der Imago, deren Divertikel eine sehr beträchtliche Länge erreichen, beteiligen sich die Kryptenzellen wie bei der Larve mit Ausschluß der Regenerationszellen lebhaft an der Verdauung und sind mit einem deutlichen, niedrigen Stäbchensaume ausgestattet, welcher das hier stets vorhandene Lumen begrenzt. Das Epithel, welches an der Cryptenmündung direkt in das Nährepithel übergeht, gleicht diesem morphologisch und physiologisch wesentlich und sezerniert (und resorbiert?) wie dieses (vgl. Fig. 186 und 187). Bei der *Hydrophilus*-Larve tritt wie bei *Dytiscus* das Kryptensekret in den Darm: bei beiden Tieren sind also die Krypten Verdauungsdrüsen, wenngleich nicht im Sinne spezialisierter Darmanhänge wie Leber, Pankreas usw. Dagegen haben sie bei der Imago von *Hydrophilus* diese Funktion nicht.

Der prinzipielle Unterschied, welchen Biedermann (1910) zwischen den Krypten des Mitteldarmepithels und den schlauchförmigen Divertikeln betonen zu müssen glaubt, gestützt darauf, daß „die ersteren lediglich als Keimstätten des bei der Sekretion sich abstoßenden Mitteldarmepithels dienen, während jene Schläuche ohne allen Zweifel als Drüsen fungieren, welche ähnlich wie die „Leberschläuche" vieler Crustaceen die Organe darstellen, in welchen hauptsächlich das Verdauungssekret bereitet wird": läßt sich in dieser Fassung auf Grund der Tatsache kaum befürworten, daß z. B. bei *Dytiscus* die Zellen dieser Krypten, sofern sie nicht mehr indifferente Regenerationszellen sind, Sekrete liefern. Sie sind somit nicht lediglich Keimstätten, sondern außerdem auch Verdauungsdrüsen, wenngleich keine morphologisch und physiologisch differenzierten.

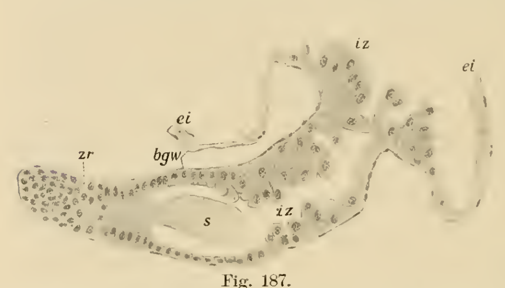


Fig. 187.
Längsschnitt durch einen Cryptenschlauch einer 19 Tage alten Puppe (während der Zellemission) von *Cybister*. Vergr. 100 : 1. (Deegener 1904.)
zr Regenerationszellen; *bgw* bindegewebige Hülle; *ei* Darmepithel, *iz* Darmzellen; *s* Secret der Cryptenhalszellen.

Die Regeneration des Mitteldarmepithels.

Sie findet nicht nur im Anschluß an die Häutungen und namentlich bei der Verwandlung der Larve in die Puppe statt, sondern vollzieht sich auch noch bei der Imago langlebiger Insekten, für welche sie zuerst von Bizzozero (1893) beobachtet und später von Rengel (1898) genau studiert (*Hydrophilus*, *Hydrous caraboides* L., *Hydrobius fuscipes* L.) und auch bei einigen Lamellicornia nachgewiesen wurde. Der Mitteldarm der Hydrophiliden besteht aus dem einschichtigen Zylinderepithel, welches der Membrana propria aufliegt. Die Divertikel stehen nur nach der Abstoßung des alten Epithels mit dem Darmlumen in offener Verbindung, sind dagegen während seiner resorbierenden und sezernierenden Tätigkeit von ihm abgeschlossen. Alle

Zellen der Darmwand (nicht des Divertikels) bilden an ihrer Basis eine Chitinmenbran aus, welche das Darmepithel von den Krypten scheidet. Der Divertikelhohlraum ist mit Sekret gefüllt, welches Bizzozero für verdauendes hielt, während ihm Rengel diese Bedeutung abspricht. Bei der Abhebung des ganzen Mitteldarmepithels mit der basalen Chitinmembran von der Membrana propria tritt dies Sekret trennend zwischen diese beiden Schichten. Die neuen, aus den Krypten stammenden Epithelzellen breiten sich dann auf der entopleuralen Grundlage als einschichtiges Epithel aus, doch bleibt ein beträchtlicher Rest von ihnen im Divertikel zurück. Die jetzt das Epithel bildenden Zellen waren (als Kryptenhalszellen) schon im Divertikel sekretorisch tätig, ohne daß ihr Sekret in das Darmlumen gelangen konnte. Sie bilden eine neue basale Chitinmembran, und der Darm nimmt dieselbe Gestalt wieder an, die er vor der Regeneration seines Epithels hatte, während die Krypten ihren Zellverlust durch lebhafte Vermehrung wieder ausgleichen. Rengel glaubt die Haupttätigkeit bei der Abstoßung des Epithels der Längsfaserlage der Darmmuskulatur zuschreiben zu müssen. — Zur Zeit lebhaften Stoffwechsels (während der Fortpflanzung) wird diese Regeneration alle 36 Stunden wiederholt (vgl. Fig. 188 und 189).

Fig. 188.
Schnitt durch den Mitteldarm von *Hydrophilus piceus* L. (Imago). Vergr. 320 : 1. (Rengel 1898.)
a Regenerationsherd; *b* und *c* zwei Generationen jugendlicher Epithelzellen; *mp* Membrana propria; *al* äußere Längsmuskeln; *s* Sekret; *r* Ringmuskeln; *il* innere Längsmuskeln; *chm* Chitinmembran; *E* Epithel der Darmwand.

Bei *Dytiscus* beobachtete ich (1910) eine wesentlich andere Art der Epithelregeneration. Sie erfolgt hier nicht periodisch, sondern kontinuierlich, und ist nicht total, sondern es werden nur isolierte Zellen oder kleine Epithelfetzen ausgestoßen. Die Krypten sind nie durch eine Chitinmembran vom Darmlumen und Epithel gesondert, gestatten vielmehr zu jeder Zeit den Eintritt ihres Sekretes in die Darmhöhle und haben somit die Funktion von Verdauungsorganen. Die Muskulatur spielt bei der Epithelabstoßung keine Rolle. Mit den Hydrophiliden stimmt *Dytiscus* darin überein, daß am Ende der Divertikel die Regenerationszellen liegen, von welchen in letzter Linie (durch karyokinetische Teilung) der gesamte Epithelersatz ausgeht.

Auch vom larvalen Darm ist eine Erneuerung des Epithels beschrieben worden, doch sind die Angaben hierüber noch recht spärlich,

und es ist zur Zeit noch nicht möglich zu entscheiden: 1. ob die Erneuerung des Epithels nur während der Häutungen stattfindet; 2. ob eine totale, simultane oder partielle kontinuierliche Erneuerung erfolgt. — Möbusz (1897) fand bei *Anthrenus* und *Dermestes*, daß auch während des Larvenlebens und zwar zugleich mit den Häutungen totale Epithelregenerationen im Mitteldarm stattfinden. Sie spielen sich nach seiner Darstellung in genau derselben Weise ab wie während der Nymphose, und das neue Epithel wird von Regenerationszellen gebildet. Auch die Basalmembran des alten Epithels soll in das Darmlumen abgestoßen werden. Eine Nachprüfung dieser Angaben durch ein ausgedehntes vergleichendes Studium dieser Verhältnisse wäre sehr erwünscht.[1]) Hinsichtlich der Abstoßung und Neubildung des Mitteldarmepithels während der Metamorphose muß auf das betreffende Kapitel verwiesen werden. —

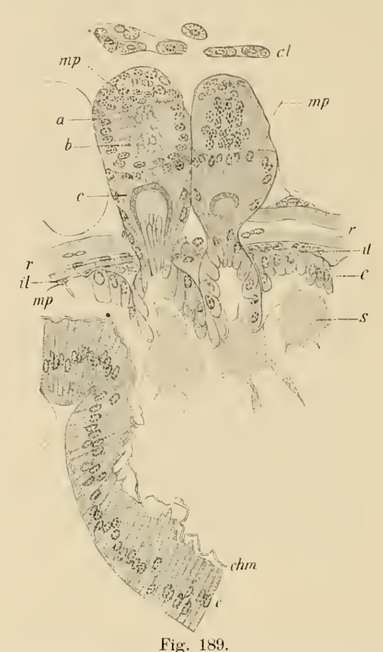


Fig. 189.

Querschnitt durch den Mitteldarm von *Hydrophilus piceus* L. (Imago) während der Abstoßung und Neubildung des Epithels. Vergr. 200 : 1. (Rengel 1898.)

al äußere Längsmuskeln; *mp* Membrana propria; *a* Regenerationsherd; *b*, *c* zwei Generationen junger Epithelzellen; *r* Ringmuskeln; *il* innere Längsmuskeln; *s* Sekret; *chm* Chitinmembran; *e* abgestoßenes Epithel.

3. Die Entopleura
(das Darmfaserblatt, Splanchnopleura).

Der epitheliale Darmschlauch kann in allen seinen Abschnitten von Zellen oder deren Derivaten umgeben sein, welche, der mittleren Körperschicht angehörig, in der Regel als Mesoderm bezeichnet werden und die Entopleura bilden, deren wichtigster Bestandteil die Darmmuskulatur ist. Die Entopleura hat ein mehr oder minder lockeres Gefüge und pflegt an den einzelnen Darmabschnitten verschieden entwickelt zu sein. Wir rechnen hier aus praktischen Gründen auch die Basalmembran zur Pleura, verweisen jedoch auf den Abschnitt über die Grenzlamelle, S. 284.

[1]) Nach Sommer (1885) findet bei *Macrotoma plumbea* L., nach Prowazek (1900) bei *Isotoma* und *Achorutes viaticus* Fourcr. und nach Folsom und Welles (1906) bei den Collembolen eine periodische Abstoßung des Mitteldarmepithels während der Häutungen statt. — Verwiesen sei auf eine im Manuskript vorliegende Arbeit von Max Braun, die sich mit der Epithelregeneration beschäftigt. (Inzwischen als Dissertation in Berlin erschienen: Das Mitteldarmepithel der Insekten-Larven während der Häutung. Dezember 1911.)

Die Muskulatur ist namentlich mächtig im Bereiche derjenigen Grenzbezirke ausgebildet, welche durch Ringmuskeldruck abgeschlossen werden können, also da, wo sie die Bedeutung von Sphinkteren besitzt (Vorder-Mitteldarmgrenze, wo häufig der muskulöse Proventriculus entwickelt ist; Pylorus, Analsphinkter). Am Pharynx besonders spezialisiert, das Eintreten der Nahrung in den Mund zu bewirken, reguliert die Muskulatur am Anus die Kotentleerung. Begreiflicherweise ist bei den saugenden Imagines und Larven (Neuroptera, Diptera, *Dytiscus*) die Pharynxmuskulatur besonders gut entwickelt, weil sie hier nicht nur schluckend, sondern auch Nährflüssigkeit einpumpend zu wirken hat. — Ein Sphinkter mit stärkerer Muskulatur kann ferner an der Grenze zwischen Dünndarm und Rectum auftreten (Larve von *Cybister*). Radiäre Muskeln (Dilatatoren) kommen nur in der vorderen und hinteren Darmpartie vor (Pharynx, Rectalende). Das übrige, den Darm umspinnende Muskelnetz hat die Bewegung der Nahrung in der Darmhöhle zu besorgen.

Am Vorderdarm findet man innere Längsmuskelfasern und äußere, jene umfassende Ringfasern; ferner radiäre Muskeln als Erweiterer des Pharynx. — Am Mitteldarm liegen die Längsmuskeln außen, die Ringmuskeln innen. Der Enddarm hat eine äußere und innere Ringfaserlage, welche die Längsfasern zwischen sich fassen. Es kommen jedoch vielfach Abweichungen von diesem Schema vor. So hat der Mitteldarm von *Hydrophilus* eine innere Längs-, mittlere Ring- und äußere Längsfaserlage (Rengel 1898). Die kräftigen äußeren Längsfasern verlaufen zwischen zwei der hier entwickelten Divertikel und legen sich mit seitlichen und Endverästelungen teils an die Kryptenschläuche an, teils treten sie an die innere Muskellage heran. Ferner sind besondere Kryptenmuskelzellen nur lateral an deren Fundus entwickelt und schmiegen sich ihm eng an. Jedem blinden Kryptenende kommt eine Anzahl solcher verästelter sternförmiger Muskelzellen zu, welche einschichtig geordnete Myofibrillen in sehr verschiedener Verlaufsrichtung zur Ausbildung bringen (K. C. Schneider 1902). Auch der Grenzlamelle des Darmschlauches liegen ähnliche sternförmige Zellen innig an.

Bei der Larve von *Lasius flavus* Deg. ist der Vorderdarm nur mit Ringmuskeln ausgestattet, ebenso das Ösophagusende der *Anthrenus*-Larve. Nach Mingazzini (1889) liegen bei den Lamellicornia-Larven die Ringmuskeln innen, die Längsfasern außen. Die *Anthrenus*-Larve hat am Mitteldarm nur eine äußere Längs- und eine innere Ringfaserlage (Möbusz), ebenso das Vorderende des Enddarms der *Anabolia*-Larve (Russ). Beauregard findet die umgekehrte Lagerung der Muskelschichten, kurz es treten mannigfache Verschiedenheiten auf.

In den meisten Fällen sind die Darmmuskeln quergestreift und nach dem Typus der Myen gebaut. Doch sind einige Autoren dafür eingetreten, daß auch Muskelfasern vorhanden seien, welche der Querstreifung entbehren (Frey, Leuckart, Sirodot, Minot, List, Vosseler, van Gehuchten, Leydig); solche erkennt Mingazzini (1889) nur den Larven zu.

Zwischen der epithelialen Darmwand und der Muscularis findet man, gewöhnlich in verschiedener Anzahl und zuweilen in beträchtlicher Häufung, freie oder miteinander locker verbundene Zellen verschiedener, vielfach nicht hinlänglich bekannter Natur, wie sie auch sonst in den

Leibeshöhlenräumen angetroffen werden. Nur z. T. dürften sie als besondere spezifische Elemente der Entopleura angesehen werden müssen.

Wir finden ferner folgende Bestandteile der Entopleura: die Grenzlamelle, Basalmembran (Tunica propria), eine nur selten vorhandene seröse Hülle und die in sie eindringenden Endverzweigungen der Tracheen, welche oft den Darm auffallend reich umspinnen (z. B. Lepidopterenraupen, Enddarm der darmatmenden Odonatenlarven) und an das Epithel herantretend auch in dieses einzudringen scheinen.

Die Grenzlamelle kann vollständig fehlen (z. B. Vorderdarm von *Malacosoma castrense* L. Raupe und Jmago, Larve von *Lasius flavus* Deg., *Anthrenus* [Enddarm], Enddarm von *Hydrophilus*). Bei *Cybister* und *Dytiscus* ist sie am Mitteldarm deutlich entwickelt, übrigens aber bei der Larve und Imago nicht identisch, da sie während der Metamorphose mit dem Epithel abgestoßen und durch eine neue zellige Lamelle ersetzt wird, welche auch die Kryptenschläuche außen umhüllt. — Es wäre im Interesse einer eindeutigen Terminologie wohl besser, von einer Basalmembran nur da zu sprechen, wo es sich um ein kernfreies Häutchen an der Basis der Zellen handelt, welches genetisch auf das Epithel selbst zu beziehen ist und eine extracytäre basale Differenzierung bindiger Natur darstellt; von einer Grenzlamelle dagegen nur dann, wenn der pleurale Ursprung durch entwicklungsgechichtliche Untersuchung nachgewiesen worden ist. Als indifferenten Ausdruck, der es unentschieden läßt, ob dieser oder jener, oft nicht ohne weiteres erkennbare Ursprung vorliegt, könnte man dann die Bezeichnung Tunica propria wählen.

Bei *Tenebrio molitor* L. (Larve) und *Anabolia laevis* Zett. (Larve u. Imago) bildet die Basalmembran eine kern- und strukturlose Hülle von beträchtlicher Stärke.

Seröse Hülle. Sie erscheint z. B. bei der Larve von *Hydrophilus* (Rengel, Deegener) als strukturlose Membran, welche den Mitteldarm nach außen von der Muskulatur und den Divertikelenden umgibt, ohne jedoch, wie es scheint, lückenlos geschlossen zu sein. Sie wird in später embryonaler Zeit gebildet; ob sie aus embryonalen Bindezellen hervorgeht, die sich aneinanderlagern und unter Verlust der Kerne zu einem hyalinen Strange ausziehen, ist nicht sicher ermittelt. Auch scheint es, als ob diese seröse Hülle oft nur unvollständig entwickelt sei oder nur zeitweise auftrete (*Cybister*), ohne ein zusammenhängendes Häutchen zu bilden. Mc. Dunnough (1909) fand bei *Chrysopa* (Larve u. Imago) eine seröse Hülle am Mitteldarm, welche sich zwischen die innere Ringmuskelschicht und die äußere Längsmuskellage einschiebt. Den meisten Insekten dürfte sie ganz fehlen. Übrigens sah sie Mc.Dunnough auch am Dünndarm der *Chrysopa*-Imago zwischen Muskulatur und Basalmembran, und ich konnte sie am Vorderdarm der *Cybister*-Larve als sehr dünnes, mit Säurefuchsin färbbares Häutchen außerhalb der Muskulatur nachweisen. Neuerdings hat sie auch Russ (1908) bei der Larve von *Anabolia* gefunden, wo sie als kernlose Membran außerhalb der Muskulatur den ganzen Darmkanal umhüllt, jedoch nicht lückenlos abschließt.

4. Anhänge des Darmkanals usw.

Die Anhänge des Mitteldarms (Divertikel, Kryptenschläuche) wurden schon behandelt, daher hier nur die Speichel- und Spinndrüsen, die Malpighischen Gefäße und die Analdrüsen besprochen werden sollen.

Speicheldrüsen.

Die Speicheldrüsen treten regelmäßig in bestimmten topographischen Beziehungen zum Vorderdarm und dem Munde auf, ohne jedoch bei allen Insekten entwickelt zu sein; sie fehlen vielen Käfern ganz und treten bei anderen nur in Gestalt einzelliger Drüsen auf, welche dem Ösophagusepithel angehören. Die gesonderten Speicheldrüsen münden entweder in den Vorderdarm selbst ein, oder sind außer jedem Zusammenhang mit ihm. Ob beide Formen unter den gleichen genetischen Gesichtspunkt fallen, ist zweifelhaft.

Erwähnt seien hier kurz die von Gazagnaire (1886) beobachteten Unterlippendrüsen von *Hydrophilus*, welche Mingazzini für Hautdrüsen von ähnlicher Art hält, wie die von Leydig für Wasserkäfer beschriebenen Integumentaldrüsen.

In den meisten Fällen bilden die Speicheldrüsen besondere selbständige Organe, welche zu einem oder mehreren Paaren entwickelt sind. So haben die Apiden vier paarige und eine unpaare Drüse (Schiemenz, Knüppel):

1. Ein Paar von Kopfspeicheldrüsen, welches sich aus einzelligen, mit ihren Ausführgängen in einen stark chitinisierten Kanal einmündenden Drüsen aufbaut; der chitinisierte Kanal mündet in den Pharynx.
2. Paarige, ebenfalls im Kopfe gelegene, aus acinösen Drüsen bestehende Speichelorgane, deren Ausführgang sich mit dem des dritten Drüsenpaares vereinigt.
3. Ein thorakales acinöses Drüsenpaar.
4. Ein an der Basis der Kiefer gelegenes Paar in Form kleiner Drüsensäcke.
5. Die unpaare, im Rüssel liegende, aus einer Gruppe einzelliger Drüsen (Adenocyten) bestehende Speicheldrüse.

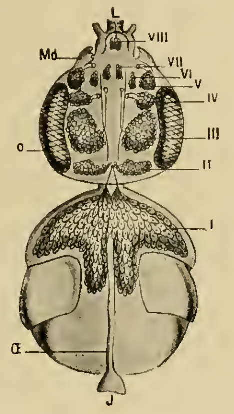


Fig. 190.
Speicheldrüsen von *Andrena*, vergr. (Nach Bordas aus Henneguy 1904.)
I thorakale Drüsen; *II* Postcerebraldrüsen; *III* Supracerebraldrüsen; *IV* Lateropharyngealdrüsen; *V* Mandibnlardrüsen; *VI* Internomandibulardrüsen; *VII* Sublingualdrüsen; *VIII* Lingualdrüsen; *Md* Mandibeln; *L* Zunge; *O* Komplexaugen; *Œ* Oesophagus; *J* Kropf.

Die Bienen sind (wie auch die Musciden) imstande, mit Hilfe ausfließenden Speichels feste Stoffe (Zucker) aufzulösen und dann durch den Rüssel aufzusaugen. Nach Bordas (1894) steigt die Anzahl der Speicheldrüsen bei den Ichneumoniden auf sechs Paare, welche ihrer Lage nach als thorakale, supracerebrale, mandibulare, sublinguale und maxillare unterschieden werden. — Bei *Andrena* finden sich noch mehr Speicheldrüsen, deren Lage und Bezeichnung obenstehende Fig. 190 wiedergibt.

Bei allen Orthopteren sind paarige Speicheldrüsen vorhanden und bilden jederseits ein traubiges Drüsenorgan von größerem oder geringerem Umfang, welches sich aus einer wechselnden Anzahl ovaler Säckchen aufbaut. Die Ausführungsgänge, welche mit einem chitinösen Spiralfaden ausgestattet sind (L. H. Fischer 1853), vereinigen sich miteinander, um schließlich in den gemeinsamen Kanal einzumünden, welcher den Speichel dem Munde zuführt. Eine größere Speichelmenge sammelt sich für den gelegentlichen Gebrauch in einem ziemlich umfangreichen,

sackförmigen Reservoir, welches bald dem Ausführgang anhängt, bald unmittelbar hinter dem Munde sich in diesen öffnet, bald ganz fehlt (Acridiidae, Phasmidae). Sehr wohlentwickelt sind die Speichelorgane bei den Locustiden, Grylliden, Mantiden, Blattiden, sehr schwach dagegen bei den Acridiiden (Dufour 1834). Die Speicheldrüsen der Mantiden sind etwas abweichend gebaut (Fig. 191). Sie setzen sich aus einer größeren Anzahl gesonderter Trauben zusammen, welche in den drei Thoraxsegmenten liegen, und deren letzte noch mit ihrem Ende die abdominale Leibeshöhle erreicht. Die paarigen seitlichen Ausführungsgänge vereinigen sich im Kopfe miteinander, und der gemeinsame kurze Endkanal mündet, ventral vom Ösophagus verlaufend, in der Medianlinie des Submentums, nachdem er vor seiner Mündung eine kleine kuglige Blase gebildet hat. Die Kürze des gemeinsamen Ausführungskanals läßt vermuten, daß ursprünglich die rechte und linke Drüsengruppe gesondert mündeten. Jedenfalls sind die Speicheldrüsen außer jedem Zusammenhange mit dem Darm. Auf ihrem Wege nach vorn nehmen die paarigen Gänge die kurzen Ausführungskanäle der einzelnen Drüsen auf. Diese letzteren sind nur schwach und in Gestalt kleiner Säckchen entwickelt, welche, konisch oder abgerundet, blind endigen. Den histiologischen Bau der Drüsensäckchen veranschaulicht Fig. 192. Jeder Acinus besitzt außen eine zarte kerneführende Hülle, eine einfache Schicht großer Drüsenzellen und eine hyaline chitinöse Intima; diese letztere setzt sich in die ausführenden Kanälchen fort, deren Wand aus abgeplatteten Zellen besteht. In den Kanälchen ist die Intima mit jenem Spiralfaden ausgestattet, welcher hier oft (wie bei den Tracheen) das Lumen versteift und zum Austritt des Speichels stets offen erhält (Bordas 1907).

Fig. 191.
Die Speicheldrüsen von *Mantis religiosa* L. (Bordas 1907.)
ab Abdomen; *cc* unpaarer Ausführungsgang; *ce* paarige Ausführungsgänge; *Gl* prothorakale Drüsenlappen; *Gl'* kleine Drüsenläppchen; *Gl''* große Drüsenläppchen; *Gm* Mandibulardrüsen; *l* Labium; *mat* Metathorax; *o* Speicheldrüsenmündung; *pt* Prothorax; *r* Endpartie der rudimentären Reservoirs; *y* Complexaugen.

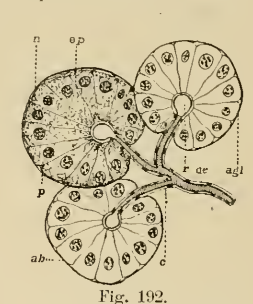


Fig. 192.
Querschnitt durch 3 Läppchen (*agl*) der Speicheldrüsen von *Mantis religiosa* L.; vergr. (Bordas 1907.)
ab Tunica propria; *ce* gemeinsamer Kanal der drei Lobuli; *c* spezieller Ausführungsgang eines Drüsenläppchens; *ep* Drüsenepithel; *n* Kerne der Epithelzellen; *p* Cytoplasma; *r* zentraler Hohlraum der Acini.

Bei den Termiten sind Labral-, Mandibular- und Labialdrüsen entwickelt, welche Holmgren (1909) als umgewandelte Coxaldrüsen auffaßt. Die Labraldrüsen sind einfache Hautdrüsen, welche zusammen in einer Gruppe ausmünden. Die beiden anderen stellen zusammengesetzte Drüsen dar, die jedoch unter sich verschieden sind. Im Mandi-

bularsegment liegt die unpaare „Fontanellendrüse" (vgl. Hagen 1858, Grassi 1893, Pérez 1894, Holmgren 1909).

Die Mallophagen besitzen paarige Speichelorgane, welche aus Drüse und Reservoir bestehen, die beide von kugel-, bohnen-, nieren- oder schlauchförmiger Gestalt sind. Sie liegen dem Kropf oder Mitteldarm an. Die Speichelbehälter sind mit einer zähflüssigen Substanz gefüllt (Näheres bei Grosse 1885).

Sehr merkwürdige Verhältnisse haben sich bei den Rhynchoten ausgebildet. Die Heteropteren haben zwei Paare von Speicheldrüsen: 1. die Hauptspeicheldrüse, deren Ausführgang zu der „Speichelpumpe" führt; 2. die accessorischen Drüsen, deren bisweilen sehr langer und gewundener Ausführungskanal in den der Hauptspeicheldrüse einmündet. Die Hauptdrüsen liegen im Thorax auf gleicher Höhe mit dem „Magen", sind zwei- oder mehrlappig, und ihre zellige Wand umschließt einen weiten Hohlraum. Die schnurförmigen accessorischen Drüsen sind in der Halsregion aufgeknäuelt, ihr sehr langer Ausführgang bildet einen Kopf- und einen Abdominalschenkel, der oft geschlängelt verläuft. — Bei den Hydrocores liegt die Hauptspeicheldrüse entweder im Kopfe oder im Thorax, ist in der Regel zweilappig und englumig; die accessorische Drüse gehört dem Thorax an und dient im Gegensatze zu den Geocores als Speichelreservoir. Die Ausführgänge sind kurz und mit einfacher Membran ausgekleidet. — Bordas (1905) beschreibt für *Nepa cinerea* L. zwei gesondert ausmündende Speicheldrüsenpaare: die cephalothorakalen und die thorakalen Drüsen. Die voluminösen Thorakaldrüsen liegen zu beiden Seiten des Vorderdarms und des vorderen Mitteldarmendes (Fig. 193). Jede von ihnen besteht aus einem zylindrischen s-förmig gekrümmten Hauptteil, der zahlreiche in ein gemeinsames Lumen sich öffnende Acini enthält und von dessen vorderem Ende drei Gänge ausgehen: der Ausführungsgang der Drüse, der Gang des Speichelreservoirs und ein Gang zu der accessorischen Drüse. Hinsichtlich der Einzelheiten sei auf die Fig. 193 und auf die Mitteilung von Bordas verwiesen. — Die cephalothorakalen oder Maxillardrüsen sind bei *Nepa* schwach entwickelt und von den thorakalen ganz verschieden. Sie erstrecken sich bei einer Länge von $2^1/_2$ mm vom vorderen Prothoraxdrittel bis zur Schnabelwurzel, und jedes Organ besteht aus einem sezernierenden distalen sackförmigen Abschnitt und einem sehr kurzen zylindrischen Ausführungskanal.

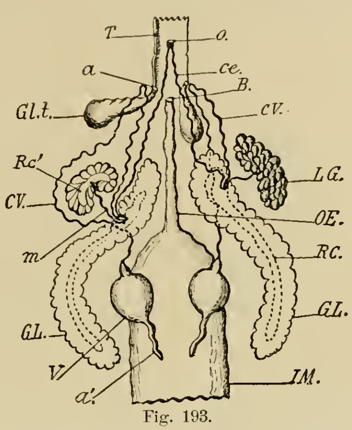


Fig. 193.
Speicheldrüsen von *Nepa cinerea* L., wenig aus ihrer natürl. Lage verschoben. Vergr. (Bordas 1905.)

B Munddöffnung; *OE* Oesophagus; *JM* Mitteldarm; *GL* Speicheldrüsen; *RC* Sammelreservoir; *LG* sekundärer Drüsenlappen; *Rc'* sein Reservoir; *ce* Ausführungsgang der Speicheldrüsen; *o* Drüsenmündung; *T* Schnabel; *CV* Ausführungsgang des Reservoirs, *V, a'* dessen tubulöser Anhang; *m* Kanal des sekundären Drüsenlappens; *Glt* cephalothorakale Drüse, *a* ihre Mündung.

Die Fulgoriden besitzen drei Paare von Speicheldrüsen: die Hauptspeicheldrüse, deren Gang zur Speichelpumpe führt, sind klein und liegen im Hals. Von den beiden anderen Drüsenpaaren ist das eine sehr umfangreich, durchsetzt den Thorax und reicht bis zur Mitte des Abdomens. Die drei Kanäle vereinigen sich miteinander.

Die Wirkungsweise der Speichelpumpe (Wanzenspritze) ist aus Fig. 194 leicht zu erkennen. Dieses Organ liegt an der Ventralseite des Kopfes unter dem Pharynx. Die Aufgabe des eigenartigen Apparates besteht darin, die in den (eine Muskelpleura entbehrenden) Ausführgängen enthaltene Flüssigkeit in den von ihm ausgehenden Kanal einzupumpen. Dieser Kanal mündet zwischen Labium und Maxille I aus und läßt das durch die Pumpe eingetriebene Speicheldrüsensekret in die mittels der Stechborsten hergestellte Wunde fließen.

Bei *Cicada plebeja* Scop., *Tettigonia orni* Scop., *Cicadatra hyalina* Fabr. und *atra* Ol. und *Cicadetta montana* Scop. verbinden sich die obere und untere tubulöse Drüse jederseits durch einen Gang miteinander. Die untere Drüse entsendet zwei Kanäle, deren einer sich mit dem entsprechenden der anderen Seite verbindet und somit einen gemeinsamen Ausführgang bildet, welcher zu der „Wanzenspritze" führt. Der andere Kanal wendet sich dagegen nach vorn, durchsetzt einen Komplex runder einzelliger Drüsen, zieht unter Schlingenbildung nach unten, dann nach hinten und endet nach vorn umbiegend blind (Gadd 1909).

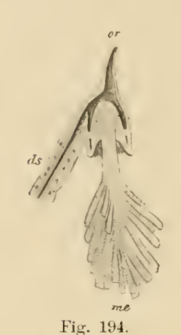


Fig. 194.
Saugpumpe (Wanzenspritze) von *Pyrrhocoris apterus* L. Vergr.
(P. Mayer 1875.)
me Pumpmuskel; *ds* Speichelgang; *or* Mündung in den Rüssel.

Der Speichel der phytophagen Hemipteren zeigt alkalische Reaktion und scheint die doppelte Aufgabe zu haben, einmal den Zufluß des Saftes zu der gereizten Stelle zu bewirken und ferner die Zellulose aufzulösen und vielleicht die Verdauung zu beginnen. Die Blutsauger (*Cimex*, Reduviiden, Hydrocores) haben weniger stark entwickelte accessorische Drüsen (Bugnion 1907).

Die weitgehenden Verschiedenheiten in der Ausbildung der Speicheldrüsen bei den Rhynchoten treten uns auch in der Gruppe der Pflanzenläuse entgegen, bei welchen diese Organe auf folgenden Grundtypus zurückgeführt werden können: sie sind paarig, schlauchförmig, mehr oder minder gelappt und münden durch einen gemeinsamen Ausführgang vor der Mundhöhle aus. Dieser Grundform entspricht noch am meisten *Chionaspis* (Fig. 195), bei welcher die beiden symmetrisch gelegenen Drüsenschläuche mit stark verdickten Wandungen einen engen chitinösen Kanal umschließen, an zwei oder drei Stellen geknickt sind und am blinden Ende gewöhnlich eine Bifurkation erfahren. Bei *Aspidiotus* treten die Anschwellungen zwischen den Einschnürungen schärfer hervor, und die Bifurkation des blinden Endes erstreckt sich meistens nur auf das Kanallumen. Bei den Aphiden schwillt das blinde Ende der Drüse birnenförmig an, während sich das Lumen nach der Mündung hin verschmälert. Bisweilen sind zwei oder mehrere solche Anschwellungen vorhanden, die, in verschiedenem Grade entwickelt, zu beiden Seiten liegen können. Am stärksten weichen *Lecanium*, *Coccus*, *Dorthesia* von der Norm ab, indem sich bei ihnen das blinde Drüsenende

in mehrere Zweige spaltet, deren jeder an seinem Ende einen fast sphärischen Körper trägt, welche den birnenförmigen Anhängen der Aphiden entsprechen. Der Schlauch ist zu einer engen gleichmäßigen Röhre geworden und dient als Ausführungsgang (Mark 1877, auf dessen detaillierte Darstellung hier verwiesen sei).

Die Psylliden haben zwei im Prothorax zu beiden Seiten der Unterlippe gelegene Speicheldrüsen von kugliger Gestalt (Witlaczil 1885).

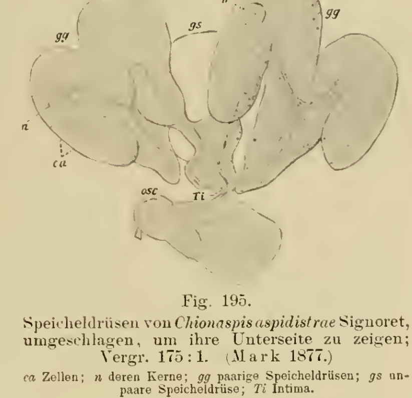


Fig. 195.
Speicheldrüsen von *Chionaspis aspidistrae* Signoret, umgeschlagen, um ihre Unterseite zu zeigen; Vergr. 175:1. (Mark 1877.)
ca Zellen; *n* deren Kerne; *gg* paarige Speicheldrüsen; *gs* unpaare Speicheldrüse; *Ti* Intima.

Bei *Chermes* sind nach Cholodkowsky die Speichelorgane am stattlichsten bei der gallenbildenden Fundatrix entwikkelt, und ihr Sekret übt den gallenbildenden Reiz auf die Nährpflanze aus. Die in einem Paare vorhandenen Drüsen gehören der Vorderbrust an und münden mit gemeinsamem Ausführgang an der Basis des Labiums in die Mundhöhle. Jede Drüse (Fig. 196) besteht aus drei rundlichen Acini. Dem von je drei Acini abtretenden, gemeinsamen Ausführgange hängt eine accessorische Drüse an. Jeder Acinus besteht aus zwei großkernigen Zellen. Die drei Acini jeder Hauptdrüse sind von einer zarten, bindegewebigen, wenige kleine Kerne führenden Haut umschlossen. Das Lumen des gemeinsamen Ausführganges erweitert sich an der Mündung unter Verdünnung seiner Cuticula zu einem Speichelreservoir. —

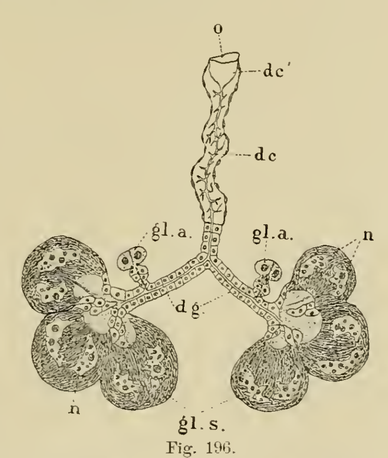


Fig. 196.
Speicheldrüsen einer Fundatrix von *Chermes lapponicus* Chldky.; halbschematisch. Vergr. (Cholodkowsky 1905.)
gl s Acini; *gl a* Anhangsdrüsen; *n* Kerne der Acini; *dg* Äste des Ausführungsganges *dc*; *dc'* Speichelreservoir; *o* Mündung des Ausführungsganges.

Bei der Larve von *Chrysopa* sind paarige Kopfspeicheldrüsen entwickelt, welche als lange dünne Schläuche zu beiden Seiten des Ösophagus liegen und gesondert an der Basis der Kieferzangen in die Kanäle münden, welche durch die Verbindung von Mandibeln und Maxillen entstanden sind. Ihr

blindes Ende liegt im Vorderteil des Prothorax. Das Speichelsekret mischt sich mit der aufgenommenen Nahrung direkt vor dem Eintritt in die Mundhöhle (McDunnough 1909).

An der Kopfspeicheldrüse der *Chrysopa*-Larve unterscheidet McDunnough (1906) eine dünne Membrana propria, eine Schicht sezernierender Zellen und eine zarte Chitinintima. Zwischen letzterer und den Drüsenzellen befindet sich ein Hohlraum (Schrumpfungslücke?). Der Ausführgang wird ausschließlich von der Intima gebildet. Die sezernierenden Zellen sind stark vakuolisiert, die Kerne oval oder rund. Die Kopfspeicheldrüsen sind von Meinert auch für die *Myrmeleon*-Larve nachgewiesen. Außer ihnen beschreibt McDunnough noch besondere Unterkieferdrüsen, welche in kleinen basalen Anschwellungen der Maxillen liegen. Der stark chitinisierte Ausführgang verläuft bis in die Spitze der Kieferzange und mündet dort aus. Die Funktion dieser Drüse kann nach McDunnough entweder darin zu suchen sein, daß ihr Sekret giftig ist und die lebend ergriffene Beute lähmt, oder daß es, in das Beutetier eindringend, dessen Gewebe verflüssigt (vorverdaut) und so ermöglicht, daß auch diese (nicht nur das Blut) aufgesogen werden können. Diese Drüse dürfte auch der *Myrmeleon*-Larve eigen sein.

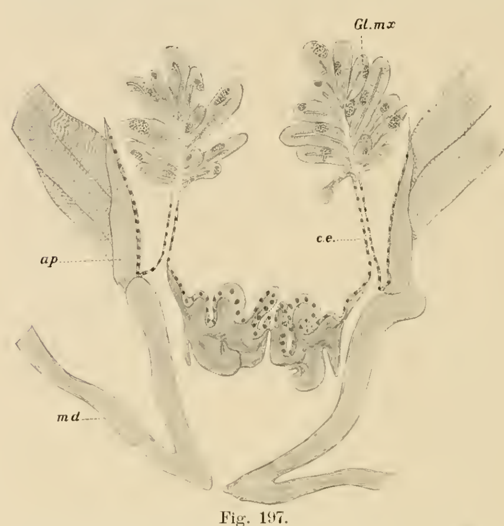


Fig. 197.
Schiefer, fast horizontaler Schnitt durch den Kopf von *Limnophilus flavicornis* Fabr., die Maxillendrüsen treffend. Vergr. (Henseval 1895.)
Gl mx Drüsen; *ce* Ausführungsgang; *ap* Apodem für die Mandibularmuskeln; *md* Mandibeln.

Die *Chrysopa*-Imago besitzt ebenfalls zwei Speicheldrüsenpaare: ein Paar, welches zu beiden Seiten des Ösophagus im Vorderkopfe liegt und gesondert mündet (Unterkieferdrüsen), und ein zweites Paar (schon von Ramdohr und Dufour beobachtet), das dorsal vom Darm im Prothorax liegt (Thorakaldrüsen) und, von bedeutenderer Größe, durch einen unpaaren Ausführgang an der Basis des Labiums mündet. Hinsichtlich der feineren Details sei auf McDunnough (1906) verwiesen. —

Bei den Trichopterenlarven existieren zwei Paare von Speichel drüsen: Mandibular- und Maxillardrüsen. Erstere münden am Außen-

winkel der Mandibeln in einer Basalfurche aus und liegen in einer ziemlich weiten Seitenhöhle des Kopfes. Die Maxillardrüsen münden in der Furche, welche die Mandibeln von den Maxillen trennt (Fig. 197), und liegen unter dem Ösophagus so nahe beieinander, daß sie einander in der Medianebene berühren. Die Struktur beider Drüsenpaare ist fast die gleiche; es handelt sich um einzellige Drüsen, die um ein gemeinsames Lumen gruppiert einen gemeinsamen Ausführgang besitzen, welcher an der Maxillardrüse ziemlich lang, an der Mandibulardrüse dagegen sehr kurz erscheint. Die Drüsenzellen sind annähernd birnenförmig, ihr Kern ist sehr groß und chromatinreich; sie enthalten einen zarten chitinösen elastischen Kanal, der in das gemeinsame Drüsenlumen mündet und im Zellplasma von radiären zarten Stäbchen umgeben ist (*Anabolia nervosa* Leach). Bei *Limnophilus flavicornis* Fabr. fehlt die Mandibulardrüse, und bei *Phryganea grandis* L. ist keins der beiden Paare entwickelt. Das Sekret scheint mit dem der Gilsonschen Drüsen identisch zu sein (Henseval 1897).

Nach Russ (1910) kommen die Drüsen des 4. und 5. Kopfsegmentes in zwei verschiedenen Formen vor: 1. Als aus einer Gruppe von Zellen bestehende Drüsen, bei denen die mehr oder weniger voneinander getrennten Zellen in den Ausführungsgang einmünden: Limnophiliden-Typus. — 2. Als tubulöse Drüsen, bei welchen die Drüsenzellen eng aneinandergeschmiegt sind und eine radiäre Anordnung um den Zentralkanal aufweisen: Rhyacophiliden-Typus. — In beiden Fällen handelt es sich um plurizelluläre zusammengesetzte Drüsen, da sie aus einem Aggregat von sezernierenden, mit besonderer Struktur ausgestatteten Zellen und einem gemeinsamen Ausführgang bestehen. — Russ fand bei *Rhyacophila obliterata* Mc Lach. ein überzähliges Drüsenpaar, welches allen bisher untersuchten Arten fehlt. Es liegt in der Gegend der Mandibelbasis und ragt noch in diese Extremität hinein. Ein eigentlicher Ausführgang existiert nicht, ihr Zentralkanal, welcher die längere Achse der Drüse einnimmt, mündet direkt nach außen. Die Öffnung liegt gegenüber der Ausmündungsstelle des Ausführganges der eigentlichen Mandibeldrüse. Der Drüsenkörper besteht aus einem einzigen Acinus. Russ nennt dies Organ die „innere Mandibulardrüse". —

Bei den Imagines der Lepidopteren findet man paarige langgestreckte schlauchförmige Speicheldrüsen, welche, zu beiden Seiten des Darmes gelegen, sich durch den Kopf und Thorax erstrecken und durch einen unpaaren Gang am Munde ausmünden. Ihr Sekret ist alkalisch und vermag wie bei den Dipteren (pr. p.) feste Stoffe (Zucker u. a.) aufzulösen und dadurch dem Tier zugänglich zu machen.

Die meisten Lepidopterenraupen besitzen außer den Spinndrüsen noch ein Paar von Mandibulardrüsen, welche am Innenwinkel des ersten Kieferpaares ausmünden und keine Seide produzieren. Sie sind bei *Cossus cossus* L. besonders wohl entwickelt und von Henseval (1897) studiert, jedoch von Lyonnet (1767) schon gefunden worden, der ihrem Sekret die Eigenschaft zuschrieb, das Holz anzugreifen, von welchem sich die Raupe nährt. Man kann an ihnen eine tubulöse sezernierende Partie, ein Reservoir und den Ausführungsgang unterscheiden (Fig. 198). Ihre Struktur gleicht nach Henseval der der Gilsonschen Drüsen der Trichopteren (siehe diese im Kap. üb. d. Haut!). Der sezernierende Abschnitt ist von einer dicken, konzentrisch geschichteten Intima ausgekleidet, welche keine Poren hat. Das Plasma der Zellen, die einer einfachen kernhaltigen Grenzlamelle aufliegen, ist von der

Basis zur Oberfläche stark gestreift. Das Reservoir ist ein erweiterter Abschnitt von ähnlichem Bau wie die Drüse, doch sind seine Zellen nicht gestreift und die Kerne verzweigt. Die den ganzen Apparat umspinnenden Tracheen sind besonders zahlreich in der Umgebung des Reservoirs und dringen in dessen Wand ein. An den sezernierenden Abschnitt treten Nervenfasern heran; Muskeln fehlen. Das Sekret ist eine Emulsion von unangenehmem Geruch und wird in beträchtlicher Menge produziert; eine erwachsene Raupe kann 4 Dezigramm besitzen. Es besteht aus Kohlenstoff, Wasserstoff und Schwefel. Henseval wies (gegen Lyonnet) nach, daß es das Holz nicht angreift, wohl aber tötend oder schwächend auf *Oospora cinamomea* (Aut.?) wirkt, einen Pilz, der Insekten befällt. Es ist möglich, daß hierin der Nutzen des Sekretes für die Raupe liegt: vielleicht schützt auch der unangenehme Geruch das Tier vor tierischen Feinden (Ichneumoniden, Tachinen), um so mehr, als er sich den Fraßgängen mitteilt. Giftige Eigenschaften hat das Drüsensekret nicht.

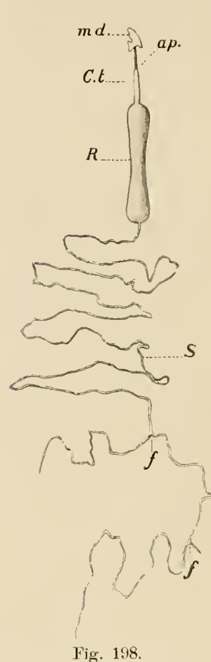


Fig. 198.
Mandibulardrüse von *Cossus cossus* L.; vergr. (Henseval 1897.)
md Mandibeln; *ap* Apodem für die Mandibularmuskeln; *Ct* Canal; *R* Reservoir; *S* Drüsenschlauch, *f* dessen Vergabelungen.

Bei der Raupe von *Stauropus fagi* L. liegen diese Drüsen an der Außenseite der Mandibeln als sackförmige Organe, deren jedes einen kurzen zylindrischen Ausführgang entsendet, welcher sich bis zur Achse des Basalgliedes eines langen zweigliedrigen Fortsatzes der Außenseite des Kopfes fortsetzt und an dessen Innenseite in Form einer ovalen Spalte ausmündet. — Die kurzen sackförmigen und hinten abgerundeten Mandibulardrüsen der Larve von *Papilio alexanor* Esp. dringen mit ihrem Ausführgang in einen Fortsatz ein, welcher in geringem Abstande nach außen von den Mandibeln liegt (Bordas 1904). Das Sekret dieser Drüse beschreibt Bordas (1905) bei *Plerctes matronula* L. als blaßgelbe, ölige, mit Wasser nicht mischbare, geruchlose Flüssigkeit von scharfem Geschmack. Es spiele entweder bei der Verdauung oder als Verteidigungsmittel eine Rolle.

Der histiologische Bau der Mandibulardrüsen der Raupen, welche übrigens recht umfangreich werden können (Fig. 199), gleicht in großen Zügen dem der Spinndrüsen. Wie bei diesen ist das Cytoplasma fibrillär, und der Kern erscheint, wenn auch weniger stark, doch deutlich ramifiziert und unregelmäßig begrenzt. Sie besitzen eine zarte „Tunica propria" mit platten Kernen. Die chitinöse Intima erscheint konzentrisch geschichtet. Das Sekret dieser Drüsen hat nach Henseval ungefähr die Formel $O_{22}H_{35}S$ (Bordas 1909).

Mandibulardrüsen scheinen übrigens bei den Insekten in ziemlich weiter Verbreitung vorzukommen. Bordas (1907) beschreibt sie

auch für *Mantis religiosa* L. Bei anderen Orthopteren sind sie bisher nicht gefunden worden, außer bei *Phyllium* (Bordas); sie liegen an der Basis der Mandibeln etwas vor der Insertion dieses Extremitätenpaares am Kopfe, sind konisch, ovoid, zuweilen kuglig, ihr blindes Ende wendet sich der Außenseite der Mandibel zu, der kurze Ausführungsgang mündet durch eine enge Öffnung am basalen Innenrande der Mandibel dicht vor der Mundöffnung (Fig. 200). Ihr histiologischer Aufbau ist einfach; eine äußere dünne Hülle, aus bindegewebigen und muskulösen Fibrillen in unregelmäßiger Anordnung aufgebaut, eine zarte kernhaltige bindegewebige Hülle und das Drüsenepithel bilden ihre Wand. Die Zellen des letzteren sind hochzylindrisch, ihre Oberfläche trägt eine zarte Chitinmembran (die sich aus sehr kurzen, mit einander verklebten Stäbchen aufbauen soll Bordas 1907). —

Bei der Larve von *Ptychoptera contaminata* L. mündet ein Speicheldrüsenpaar in das vordere Ende des Ösophagus selbst ein

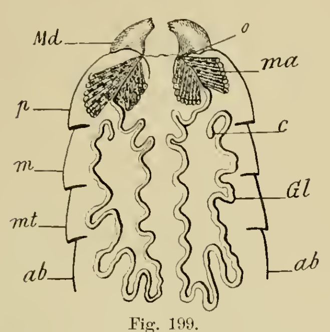


Fig. 199.
Mandibulardrüsen von *Pleretes matronula* L. Vergr. (Bordas 1909.)
Gl Drüsen; *c* deren blindes Ende; *Md* Mandibeln und *ma* ihre Adductoren; *p* Protborax; *m* Mesothorax; *mt* Metathorax; *ab* erstes Abdominalsegment; o Drüsenmündung.

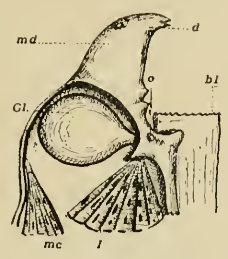


Fig. 200.
Mandibel (*md*) von *Mantis religiosa* L., z. T. geöffnet, um die Lage der Mandibulardrüse (*Gl*) zu zeigen. Vergr. (Bordas 1907.)
bl Labialbasis; *d* Zähnchen der Mandibel; *mc*, l Mandibularmuskeln; o Drüsenmündung.

(van Gehuchten). Das gleiche gilt für die beiden Speicheldrüsenpaare, welche bei den Perliden entwickelt sind (Fig. 201). Wegen des sehr eigenartigen Baus ihrer Kerne mögen hier auch die Speicheldrüsen der *Chironomus*-Larve erwähnt werden. (Näheres über sie findet man bei Korschelt 1884, Erhardt 1910 u. a.)

Die tierischen Kadaver, welche von Fliegenlarven bewohnt werden, lösen sich in ihren weichen Bestandteilen viel schneller auf, als unter dem alleinigen Einfluß fäulniserregender Mikroorganismen, eine schon lange bekannte, von Fabre näher studierte und neuerdings von Guyénot (1907) genauer auf ihre Ursachen hin geprüfte Tatsache. Die Larven sind auf flüssige Nahrung angewiesen; ohne die Fähigkeit, feste Substanzen kauend zu zerkleinern (denn die Mundhaken dienen nur zur Fixierung und Bewegung des Körpers), müssen sie diese noch vor ihrem Eintritt in die Mundöffnung verflüssigen (vgl. die *Dytiscus*-Larven), wie die am Zucker saugende Fliege diesen. Das geschieht nun bei der Fliegenlarve nicht durch das Speichelsekret, dem jede

auflösende vorverdauende Wirkung fehlt; es besteht vielmehr eine echte Symbiose zwischen den Larven und den Mikroben: diese letzteren lösen die eiweißhaltigen Nährstoffe auf, welche die Larve einsaugt, während die Larve die Mikroben unter die günstigsten Vermehrungsbedingungen bringt, indem sie sie an immer neuen Stellen ansiedelt, während sie sich in den Kadaver einbohrt (Guyénot 1907). — Die Larven der Musciden besitzen zwei mächtige Speicheldrüsen, welche in den vorderen Teil des Stomodaeums einmünden. Ihre Ausführgänge vereinigen sich dicht hinter dem Schlundkopfe zu einem unpaaren Speichelgang, welcher zwischen dem Gestell und dem x-förmigen Mittelstück des Hakenapparates (vgl. Pharynx!) in den Pharynx mündet. Die abgerundeten Enden beider Speicheldrüsen sind durch ein breites Band verbunden und reichen fast bis zur Mitte der Körperlänge. Die Intima des ausführenden Abschnittes ist spiralig verdickt. Die Imagines sind ebenfalls mit paarigen Speicheldrüsen ausgestattet (Weismann 1864).

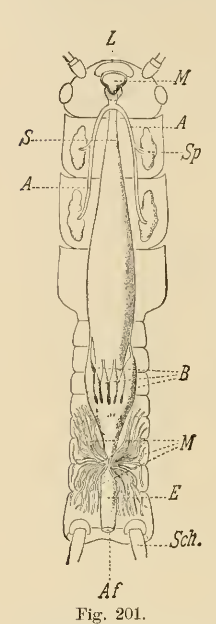


Fig. 201.
Darmkanal von *Perla maxima* Scop. (nach Imhoff aus Tümpel 1901.)
L Oberlippe; *M* Mundhöhle; *Sp* Speicheldrüsen, *A* deren Ausführgang; *S* Vorderdarm; *B* Blindsäcke; *M* Vasa malpighii; *E* Enddarm; *Af* After; *Sch* Appendices abdominales.

Unter den Apterygoten besitzen die Protapteriden nur ein Paar bläschenförmiger Drüsen im hinteren Teile des Kopfes. Berlese (1909) entdeckte bei den Eosentomiden und Acerentomiden drei Paare von Drüsen: die Glandulae maxillares praecerebrales, welche an den Maxillen münden; die Gl. maxillares genales, deren Ausmündung der Unterlippe angehört[1]); die hinteren Gl. labiales, welche unter dem prothorakalen Ganglion liegen und gleichfalls am Labium ausmünden.

Ob alle als Speicheldrüsen beschriebenen Organe unter den gleichen phylogenetischen Gesichtspunkt fallen, ist zweifelhaft. Sie können z. T. ursprünglich Anhänge des Darms, aber auch erst sekundär mit diesem in Verbindung getreten sein. Letzteres dürfte das Wahrscheinlichere sein. Henseval (1897) betrachtet sie als Coxaldrüsen, welche den gleichen Organen des *Peripatus* und den Parapodialdrüsen der Anneliden homolog seien. Lang ist der Ansicht, daß die Spinndrüsen den *Peripatus*-Coxaldrüsen homolog, die Speicheldrüsen aus umgewandelten Nephridien hervorgegangen seien.

Über die Funktion der Speichelorgane, über welche schon gelegentlich der Besprechung ihrer Anatomie einige Angaben gemacht wurden, sei noch folgendes kurz mitgeteilt: Plateau ist der Ansicht, daß der Speichel der kauenden Insekten bei alkalischer Beschaffenheit dieselbe Wirkung auf die Nahrung ausübe wie bei den Wirbeltieren, indem er Stärke in Dextrin und Traubenzucker verwandle.

Kühne, Krukenberg, Biedermann konstatierten ebenfalls

[1]) Hinsichtlich dieser Drüsen vgl. das Kapitel über die Vasa malpighii, S. 305.

eine alkalische Reaktion des Speicheldrüsensekretes (Blattiden) sowie dessen Unfähigkeit, auf Eiweißstoffe zu wirken. J. de Bellesme wies durch Versuche die Umwandlung von Stärke in Zucker durch den Speichel nach (*Periplaneta*), ebenso Plateau auch für die Locustiden. Immerhin aber erscheint es nicht als ausgeschlossen, daß in manchen Fällen die Speicheldrüsen ein eiweißlösendes Sekret produzieren, z. B. bei der *Corethra*-Larve (Weismann); [vgl. die Speicheldrüsen der Fliegenlarven].

Bei den saugenden und stechenden Insekten produzieren diese Drüsen ein Sekret, welches, in die Wunde einfließend, nach der früher allgemein herrschenden Ansicht einen vermehrten Zufluß von Blut oder Säften (Pflanzen) bewirken sollte. Dies trifft jedoch nach Schaudinn's Untersuchungen wenigstens für die blutsaugenden Mücken nicht zu, bei welchen nicht der Speichel die Schwellung und den Juckreiz hervorruft, sondern ein Enzym eines im Darm lebenden kommensalen Pilzes (welcher, wie es scheint, der Gruppe der Entomophthoraceen nahe steht), dessen sehr kleine Fruchtform auch in den *Culex*-Eiern gefunden wurde, woraus sich ergibt, daß er wahrscheinlich erblich übertragen wird. Das Vorkommen von Sproßpilzen im Darm ist auch für andere Insekten bekannt geworden (*Sarcophaga*, *Musca* nach Prowazek). In bestimmten Zellen der Aussackungen des Promesenterons von *Anobium paniceum* L. leben kommensale Sproßpilze, Saccharomyceten, welche wahrscheinlich bei der Verdauung eine Rolle spielen und vielleicht auch durch die Eier übertragen werden. Wir dürfen diese Saccharomyceten für Symbionten des Käfers und seiner Larve halten (Karawaiew, Escherich).

Eine sehr eigenartige Verwendung findet das Speichelsekret bei den Blattläusen. Während die Saugborsten in das Pflanzengewebe eindringen, umgeben sie sich mit einer Scheide, welche von dem erhärtenden Speichelsekret gebildet wird. Man darf jedoch vermuten, daß dem Speichel auch außerdem noch eine chemische Wirkung auf den Inhalt der Pflanzenzelle eigen sei.

Bei den Bienen (vgl. Kropf) invertiert der Speichel den Nektar (welcher vorwiegend Rohrzucker enthält) in Honig (der Trauben- und Fruchtzucker enthält), welchem regelmäßig etwas Ameisensäure beigemischt ist, die ebenfalls in den Speicheldrüsen produziert wird. Jedenfalls ist aber damit die Bedeutung des Sekretes der gerade bei den Hymenopteren stark entwickelten Speicheldrüsen noch nicht erschöpft, sondern es spielt, außer bei der Verdauung, „auch sonst im Leben der sozialen Insekten eine außerordentlich wichtige Rolle". Die „Speicheldrüsen liefern den Kitt und Mörtel bei Herstellung der Nester, haben ferner bei der Brutpflege wichtige Funktionen (Bespeicheln der Eier und Larven bei den Ameisen) und dienen zum Teil wohl auch dem gegenseitigen Erkennen (Escherich). So dürften speziell die Mandibularspeicheldrüsen der Ameisen und Bienen hauptsächlich die Flüssigkeit liefern, welche zum Verkleben der abgenagten kleinen Partikel von Holz oder Sandkörnchen, die zum Nestbau verwendet werden, sowie (bei den Bienen) zum Wachskneten nötig ist" (W. Biedermann 1910). Während der Futtersaft der Bienen, der zur Ernährung der Brut dient, aus dem Mitteldarm stammt und ihm nur Speichel vor dem Erbrochenwerden beigemischt werden dürfte, kann nach Grassi bei den Termiten in manchen Fällen der Futtersaft allein von den Speichelorganen geliefert werden.

Bei den saugenden (nicht stechenden) Dipteren und Lepidopteren ermöglicht der auf feste Körper (Zucker, Brot usw.) ausfließende Speichel, indem er sie z. T. auflöst, deren Aufnahme auch durch den auf flüssige Nährstoffe eingerichteten Rüssel. (Hierzu vgl. das über die *Chrysopa*-Larve Gesagte.)

Spinndrüsen.

Die Spinndrüsen sah man früher allgemein als besonderen Zwecken dienende und diesen entsprechend umgebildete Speicheldrüsen an; und wenn sie auch phylogenetisch großenteils unter denselben Gesichtspunkt fallen wie die Speichelorgane und ursprünglich zu dem Darm in keiner genetischen Beziehung stehen, so braucht doch die Vorstufe der Spinndrüse keineswegs die Speicheldrüse gewesen zu sein, sondern sie haben sich möglicherweise auch direkt aus Nephridialorganen oder Coxaldrüsen unter Veränderung ihrer Funktion herausgebildet.

Das Sekret der Spinndrüsen findet in recht mannigfacher Weise Verwendung. Es tritt in Gestalt eines Fadens, zu welchem die Flüssigkeit an der Luft schnell erstarrt, aus der engen Öffnung des Ausführganges nach außen. Der Seidenfaden dient zum Festhalten des Tieres an der Futterpflanze, zur Herstellung von gemeinsamen Wohngeweben bei sozialen Raupen (Raupennester); er ermöglich das Emporsteigen an glatten Flächen, die mit einer Straße von Seidenfäden übersponnen werden; mit seiner Hilfe lassen sich die Tiere von Bäumen auf die Erde herab, fertigen Brücken über freie Räume oder Hindernisse (Nonnenschleier), stellen eine schützende Hülle für sich her zur Zeit der Häutung, in welcher die Larven gegen äußere Einflüsse begreiflicherweise sehr empfindlich sind (Verspinnen von Blättern) und benutzen am Schluß der Larvenperiode das Spinnsekret zum Aufbau des Kokons, der Schutzhülle für die Puppe, mit oder ohne Benutzung fremder Substanzen (vgl. später: die Beteiligung des Inhalts der Vasa malpighii am Aufbau des Kokons); ferner zur Fixierung der Puppe an Rinde und dgl. (Rhopalocera), zum Bau von Wohngehäusen für die Larven (Psychiden, Phryganeiden u. a.).

Die Spinndrüsen sind bei den Larven der Lepidopteren, vieler Hymenopteren, der Trichopteren, Siphonapteren, einiger Coleopteren (*Donacia, Haemonia*) entwickelt, haben also eine ziemlich weite Verbreitung (Enddarm-Spinndrüsen siehe später! — vgl. das Kapitel über die Spinndrüsen der Embiiden unter Hautdrüsen).

Der seidebereitende Apparat der Lepidopterenraupen besteht aus zwei langen Drüsenschläuchen, welche seitlich unter dem Darm in der Leibeshöhle liegen. Da sie oft viel länger sind als die Körperlängsachse, müssen sie sich, um Raum zu finden, in Windungen legen; diese reichen bis nahe an das hintere Körperende. An jedem Schlauch unterscheidet man eine dünne, kompliziert gewundene, hintere Partie mit dem blinden Ende, einen mittleren, ein- oder zweimal u-förmig gebogenen Abschnitt von größerem Durchmesser und endlich einen verschmälerten, nach vorn und innen verlaufenden Teil (Fig. 202). Der dritte Abschnitt vereinigt sich mit dem der anderen Seite zu einem gemeinsamen unpaaren Ausführgang. Nahe dem Ende der paarigen Schläuche kurz vor ihrer Mündung in den unpaaren Gang sind zwei Anhangsdrüsen von geringer Größe entwickelt, deren je einer Seidendrüse eine zukommt und die bisweilen ihre Ausführgänge in den un-

paaren Abschnitt eintreten lassen. Sie wurden zuerst von de Filippi beschrieben, jedoch schon vor ihm von Lyonet (1762) gesehen (Lyonetsche oder de Filippische Drüsen der Autoren). Der Ausführgang des ganzen Drüsenapparates mündet an der ventralen Fläche der Unterlippe (Labium) und bildet vorher eine Anschwellung von eigenartigem Bau.

Die Wand des mittleren und hinteren Drüsenabschnittes hat nahezu den gleichen Bau und enthält die produzierenden Seidendrüsen, große, etwas abgeplattete Zellen mit verzweigten Kernen, deren Ramifikationen am reichsten in der mittleren erweiterten Partie der Drüse entwickelt sind. Hinsichtlich des feineren Baus dieser Kerne sei auf Meves' (1897) Untersuchung hingewiesen. Das Zellplasma ist opak, dicht und fein granulös und von der Oberfläche zur Basis von parallelen Fäden durchzogen, welche netzartig miteinander verbunden sind. Die Seidenzellen liegen basal einer

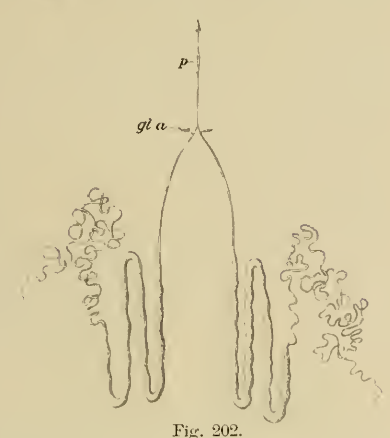


Fig. 202.
Schwach vergrößerte Seidendrüsen von *Bombyx mori* L. (Gilson 1890.)
gl a Lyonetsche Drüsen; *p* mittlere Partie des unpaaren Ausführganges (cf. Text!).

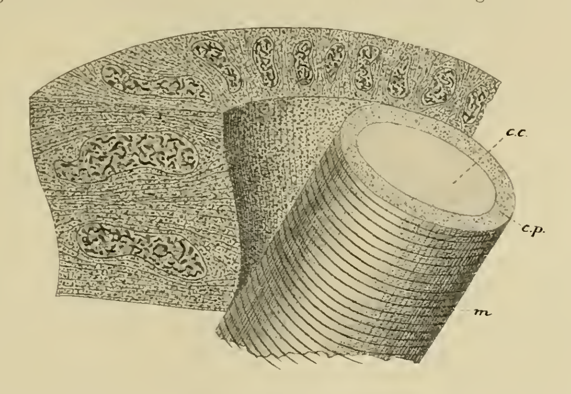


Fig. 203.
Stück der Seidendrüse von *Bombyx mori* L.; vergr. (Gilson 1890.)
cc zentraler Zylinder; *cp* Wandschicht; *m* Membran (Intima); links die Seidenzellen.

dünnen Grenzlamelle auf und haben oberflächlich eine feinretikuläre Intima mit stärkeren zirkulären Fäden (Fig. 203), welche mehrere

parallele Spiralen zu bilden scheinen. — Der Ausführgang hat in seinen Zellen unverzweigte Kerne und eine dickere Intima. Die Lyonetschen Drüsen sind weder azinös, noch tubulös; ihre sekretführenden Hohlräume sind Vakuolen, d. h. intrazelluläre Hohlräume. Ihr Ausführgang verläuft gewunden und ist mit einer dicken Intima ausgekleidet. Die Funktion dieser Anhangsorgane ist nicht bekannt. Mutmaßlich sezernieren sie entweder eine beide Seidenfäden miteinander verklebende Flüssigkeit, oder ihr Sekret bewirkt die Erhärtung der flüssigen Seide.

Der hintere Abschnitt des unpaaren gemeinsamen Ausführganges der Seidendrüsen ist ebenso gebaut wie der dritte Abschnitt der paarigen Ausführgänge. Seine mittlere Partie zeigt dagegen einen komplizierten

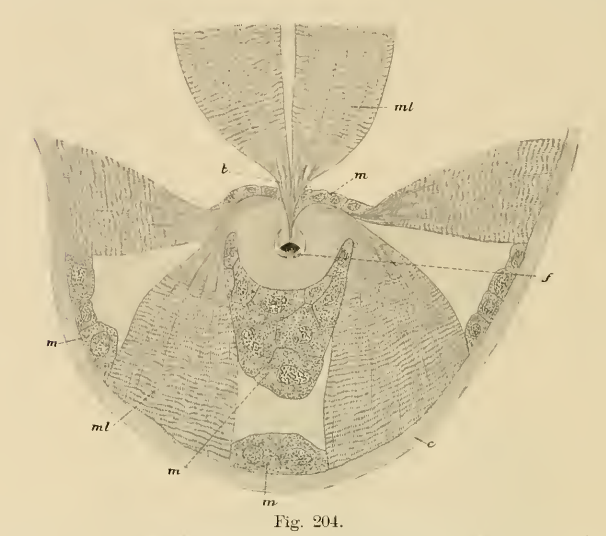


Fig. 204.
Querschnitt durch den Muskelapparat des Ausführungsganges der Seidendrüsen von *Bombyx mori* L. Vergr. (Gilson 1890.)
ml die drei Muskelpaare (Dilatatoren); *m* Matrixzellen; *b* Sehnen; *f* Seidenfaden; *c* Cuticula der Haut.

Bau, welcher aus der Fig. 204 leicht zu erkennen ist: in der Mitte befindet sich ein unregelmäßig zylindrischer, chitinöser Körper mit halbmondförmigem Hohlraum und fein lamellöser Wand. Der in das halbmondförmige Lumen hineinragende Zapfen ist an seiner freien Kante stark pigmentiert. An die Wand dieser Chitinröhre setzen sich drei Paare sehr starker Muskeln an, deren anderes Ende an der Cuticula der Haut befestigt ist. Die Oberfläche des Chitinzylinders ist von einer mehrschichtigen Zellenmasse umkleidet, durch welche die Muskeln hindurchtreten. Frei im Lumen liegen die beiden Seidenfäden, deren jeder aus einer Drüse stammt. — Die Struktur des Endabschnittes des unpaaren Kanals ist der des ersten Abschnittes ähnlich.

Die aus dem Spinnporus austretende Seide ist eine klebrige, erhärtende und dann recht feste Substanz, welche flüssig in einen sehr dünnen, biegsamen und elastischen Faden ausgezogen werden kann, dessen sich die Tiere zu den schon erwähnten Zwecken bedienen. Im Lumen der Drüse erweist sich die Seide als um so dicker und zäher, je näher sie der Mündung liegt, ohne jedoch in irgend einem Teile wirklich dünnflüssig zu sein. Gilson vertritt daher die Ansicht, daß die Seide aus den Zellen in Gestalt einer Flüssigkeit von anderer Beschaffenheit (séricigène) aus- und durch die Intima osmotisch in das Lumen fließe, wo sie erst ihre dickflüssige Beschaffenheit annehme.

Nach Gilson's Untersuchungen sind viele Raupen in einer gewissen Periode ihres Lebens zum Spinnen unfähig. Ihre Spinndrüsen enthalten dann nur wenig granulöse Flüssigkeit ohne die Eigenschaften der Seide und ähnlich den Resten, welche man in den Drüsen spinnender Raupen nach der Herstellung des Kokons antrifft. Die Angaben des genannten Autors stützen sich auf Untersuchungen an Noctuiden, *Acherontia atropos* L., *Bombyx mori* L., verschiedenen Sphingiden und *Vanessa*-Arten.

Welche Rolle das Sekret der Lyonetschen Drüsen für die Seide spielt, ist nicht sicher bekannt. Sie treten in verschiedener Entwicklung auf und sind von Bordas (1909) ebenso wie die Seidendrüsen bei zahlreichen Raupen studiert worden. Die stark entwickelten Anhangsdrüsen von *Saturnia pyri* Schiff. gibt Fig. 205 wieder; jede besteht aus 8—10 Drüsenläppchen von länglicher ovoider oder kugliger Gestalt.

Fig. 205.
Endpartie der Seidendrüsen und Anhangsdrüsen von *Saturnia pyri* Schiff. Vergr. (Bordas 1909.)
Ce Ausführungsgänge der Seidendrüsen; *Gl* Lyonetsche Anhangsdrüsen, *C* deren Ausführungsgang; *O* unpaarer Seidengang, *p* dessen Muskelapparat; *m* Muskelbündel; *fi* Spinnwarze; *d* Läppchen der Anhangsdrüse.

Die Hauptfunktionen des mittleren Teiles des unpaaren Ausführganges (Fig. 204) dürften folgende sein: 1. dem Seidenfaden seine abgeplattete Form zu geben und seine Stärke nach dem Bedürfnis der Larve zu regeln; 2. den Faden festzuhalten, wenn sich die Raupe an ihm aufhängen, ihn zerreißen oder straff spannen will.

Gilson studierte auch die Spinndrüsen der Trichopteren-Larven, welche ja zu den Raupen der Lepidopteren mancherlei Beziehungen erkennen lassen, die auf eine nähere Verwandtschaft hindeuten. Auch hier besteht der Drüsenapparat aus zwei langen gewundenen Schläuchen, welche sich unter und neben dem Darm weit nach hinten erstrecken. Sie vereinigen sich im Kopfe, also viel weiter vorn als bei den Raupen, nahe vor ihrer Ausmündung auf dem Labium mit einander und besitzen ebenfalls jenen muskulösen Apparat als Hilfsorgan beim Spinnen. Die Lyonetschen Anhangsdrüsen fehlen ebenso wie der hintere Abschnitt des unpaaren Ganges. Die Seide entsteht in derselben Weise wie bei den Lepidopteren (vgl. auch Wm. S. Marshall and C. T. Vorhies 1906).

Über die Spinndrüsen der Blattwespen berichtet Poletajeff

(1885), daß ihr eigentümlicher Bau bei keinem anderen Insekt vorkomme. Jede der beiden mehrfach gewundenen Drüsen besteht aus einer Anzahl (vielen Tausenden: *Cimbex*, mehreren Hunderten: *Tenthredo*) kleiner chitinöser Kügelchen, die mit seidebereitenden Zellen erfüllt sind und traubenweise oder einzeln angeordnet mit ihren Ausführungskanälchen in den gemeinsamen Gang einmünden. Jede komplexe Drüse ist 4—5 mal länger als der Larvenkörper. Der Seidenfaden ist nicht doppelt, sondern einfach.

Die Larve von *Apanteles glomeratus* L. besitzt ein rechtes und ein linkes Paar von Spinndrüsen. Im ersten Abdominalsegmente vereinigen sich je ein dorsaler und ein ventraler Schlauch miteinander, während der gemeinsame unpaare Ausführgang erst vor dem unteren Schlundganglion beginnt. Der histiologische Bau der Drüsen gleicht wesentlich dem der gleichen Organe bei Lepidopteren und Trichopteren. Die de Filippischen Drüsen sind nicht entwickelt, und die Presse zeigt eine andere Anordnung ihrer Muskeln. Der Seidenfaden ist doppelt. Bei der ausgewachsenen Larve nehmen die vier Drüsenschläuche fast das ganze Abdomen ein und sind mit Sekret angefüllt; in diesem Zustande dürften sie nur noch als Reservoirs für die Seide dienen (Matheson 1907).

Die Ameisen-Larven besitzen ebenfalls Spinndrüsen, deren Sekret in manchen Fällen von den Imagines benutzt wird. Chun (1903) fand bei der *Oecophylla*-Larve sehr stark entwickelte Spinnorgane, welche aus vier langen, den ganzen Körper durchziehenden Schläuchen bestehen, die mit einem gemeinsamen Ausführgange auf der Unterlippe ausmünden. Die Spinndrüsen der Larve von *Polyrhachis Mülleri* Forel sind ziemlich dünn, haben aber einen sehr verwickelten Verlauf. Bei der *Tetramorium*-Larve sind die Ausläufer der Drüsenverzweigungen verhältnismäßig kurz, im Zusammenhange damit, daß die Tiere keinen Kokon spinnen (Karawaiew 1906).

Malpighische Schläuche.

Die Vasa malpighii als Ausstülpungen des Enddarms[1]) nahe seinem vorderen Ende hinter dem „Imaginalring" sind für die Insekten so charakteristisch, daß es auffallen muß, wenn sie einigen Apterygoten und Pterygoten fehlen, wie es bei Campodeiden und Collembolen sowie bei den Blattläusen der Fall ist. Die Gattung *Campodea* besitzt keine eigentlichen Malp. Schläuche, sondern an ihrer Stelle einen Zellring, der sich aus verhältnismäßig wenigen exkretorischen Zellen aufbaut.

Allen übrigen Insekten sind diese Organe in Gestalt mehr oder minder langer Blindschläuche eigen, die in sehr verschiedener Anzahl entwickelt sein können. Dabei besteht eine gewisse Beziehung zwischen der Länge und der Anzahl dieser Schläuche derart, daß entweder viele verhältnismäßig kurze oder nur wenige lange V. malpighii vorhanden sind.

Die Larven mancher entomophager Hymenopteren besitzen nur zwei V. malp., ebenso *Coccus cacti* L. Bei den Mallophagen, Dipteren, Siphonapteren, Thysanopteren, vielen Hemipteren, den Larven der Apiden, Vespiden und Formiciden sind 4, bei den Coleopteren 4—6[2]),

[1]) Bei der Larve von *Pyrrhochroa coccinea* L. münden die sechs Malpighischen Schläuche auffallender Weise nahe der hinteren Grenze in den Mitteldarm ein (W. Hartwig, Manuskript 1911).

[2]) Die Coleopteren, welche vier Vasa malpighii besitzen, faßt Kolbe (1901) als Tetranephria zusammen; es sind dies die Dytisciden, Gyriniden, Carabiden,

bei den Lepidopteren in der Regel 6, seltener 2 oder 4, bei den Neuropteren 4—8)[1]), bei den Plecopteren ungefähr 30—50 (bei den Larven nur 20—50), bei den Blattiden 80—100, den Mantiden ca. 100, den Locustiden über 100, den Acridiiden und Odonaten ca. 50—60, den Hymenopteren 16 bis etwa 100 Vasa malpighii entwickelt.

Bei den Orthopteren nimmt mit dem Wachstum des Insekts die Anzahl der Malp. Schläuche allmählich zu. Die Larven von *Cyphon* und *Helodes* haben deren weniger (4) als die Imagines (6) [Rolph 1873], während bei *Melolontha* das umgekehrte der Fall sein soll. Bei den Termiten besitzen die Jugendformen mehr Malp. Schläuche als die fertigen Tiere.

Die Vasa malpighii münden entweder jedes für sich und auf gleicher Höhe oder zerstreut in der Regel im Bereiche des Pylorusabschnittes in den Enddarm ein, oder sie besitzen gruppenweise einen gemeinsamen Ausführungsgang (*Gryllotalpa*, Lepidopteren-, Dipteren-Larven und -Imagines), welcher zu einer Blase (*Pentatoma*, *Cimex*, *Velia*, *Gerris*, *Haltica*, *Donacia*, *Heterogenea limacodes* Hufn.-Larve) anschwellen kann. Bei den Raupen der Lepidopteren ist der jederseits entwickelte Ausführgang von je drei Malpighischen Schläuchen mit einer eigenen Muskelpleura ausgestattet und wiederholt in seinem Bau en miniature den Bau des Pylorus, reguliert also den Eintritt der Exkrete in den Darm. Die Einmündung dieser Kanäle liegt (*Malacosoma*) am hinteren Ende des Pylorusabschnittes. Wie die V. malp. in den Enddarm einmünden, lehrt ein Blick auf Fig. 206.

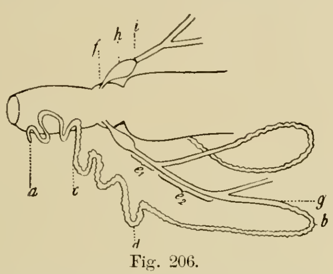


Fig. 206.

Schematische Darstellung des Verlaufes der Vasa malpighii einer Raupe von *Heterogenea limacodes* Hufn. Vergr. 10:1. (K. Samson 1908.)

a-b aufsteigender Schenkel; *a-c* erster, *cd* zweiter, *d-g* dritter Abschnitt; *b-i* absteigender Schenkel; e_2 Endstück zweiter Ordnung; e_1 Endstück erster Ordnung der Vasa malpighii; *i-f* Enddarmaussackung; *h* Harnblase *f* Mündung in den Enddarm.

Sind die Malp. Schläuche von beträchtlicher Länge, so verlaufen sie in Schlingen gelegt am Darm rückwärts und vorwärts und erreichen den Ösophagus einerseits, das Rectum andererseits. Ihr verschiedener Verlauf in der Leibeshöhle, in welcher sie dem Blute frei zugänglich sind, bietet im einzelnen nur geringes vergleichend-anatomisches Interesse und soll deshalb hier nicht ausführlich beschrieben werden.

Histiologischer Bau der V. malpighii.

Die großen, das Lumen auskleidenden und die Wand bildenden Zellen, welche normalerweise nie alle gleichzeitig in Tätigkeit treten

Staphyliniden, Silphiden, Pselaphiden, Scydmaeniden, Trichopterygiden, Scaphidiiden, Histeriden, Lucaniden, Scarabaeiden, Telephoriden, Lampyriden, Lyciden, Malachiiden, Hydrophiliden, Elateriden, Buprestiden und Anobiiden. Ihnen stehen als Hexanephria die übrigen Familien gegenüber.

[1]) Alle diese Insekten, welche nicht mehr als acht V. Malp. haben, können mit Kolbe als Oligonephria bezeichnet werden. Ihnen stehen die Dermatopteren, Ephemeriden, Plecopteren, Odonaten, Orthopteren und Hymenopteren als Polynephria gegenüber.

(Grandis 1890), können einer Basalmembran aufliegen, die nach außen von einer zelligen kernehaltenden Grenzlamelle (Pleura) überkleidet[1]) ist. Eine Muskelpleura scheint nicht immer (z. B. nicht bei *Heterogenea*) entwickelt zu sein. Darin würde insofern ein auffallendes Verhalten vorliegen, als die Schläuche sehr deutlich erkennbare, wurmartige Bewegungen ausführen, sich ausdehnen und zusammenziehen. Zuerst wurde diese seither bei zahlreichen Insekten nachgewiesene Eigenbewegung von Grandis (1890) bei *Hydrophilus* bemerkt; Marchal (1892) sah sie bei *Timarcha* und *Locusta*, Giard bei Acridiiden, Grylliden, Chrysomeliden; Léger und Duboscq (1899) fanden an den Harnkanälen der Grylliden zirkuläre elastische Fasern, welche zu kleinen Bündeln angeordnet und unregelmäßig gruppiert in der Basalmembran liegen. Außer diesen sind zwei wohlentwickelte lange quergestreifte Muskelfasern vorhanden, welche sich, einander parallel laufend, spiralig um das Gefäß rollen und zwar im entgegengesetzten Sinne der gleichfalls spiraligen Tracheen. Bei *Gryllotalpa* finden sich zwischen diesen großen Muskelfasern noch drei viel kleinere, bei den Locustiden ist nur eine vorhanden. Bei *Hydrophilus* existiert ein kompliziertes Netz feiner Muskeln, welches eine viel schwächere Bewegungsfähigkeit der V. malp. bedingt, als man bei den Orthopteren beobachten kann. Demgegenüber erklärt Schindler (1878), daß man nie irgend eine Bewegung, d. h. Verengerung und Erweiterung des Schlauches wahrnehmen könne; dennoch konstatiert er eine strömende Bewegung des Inhaltes, erklärt sie aber aus dem Druck der beständig vermehrten Sekretmassen oder mit fremden, von anderen Organen ausgehenden Druckkräften. Schon Leydig fand zwischen der Basalmembran und der „Peritoneal-Hülle" ein Flechtwerk feiner, glatter, meist längs verlaufender Muskelfasern. Die Beobachtung von Grandis und Marchal, daß die V. malp. Eigenbewegungen ausführen, bestätigt auch Möbusz (1897), der gleichzeitig auf Grund der bei der *Anthrenus*-Larve gefundenen besonderen Verhältnisse diesen Organen, wie ihr Entdecker Malpighi, eine resorbierende Tätigkeit zuschreibt.

Wo Myofibrillen als aktive Elemente der Bewegung nicht vorhanden sind, kann man mit K. Samson (1908) annehmen, daß die elastische Basalmembran dem Druck der sich häufenden Exkrete nur bis zu einer gewissen Grenze nachgibt, dann aber, über diese hinaus gespannt, ihrerseits energisch auf die Exkrete drückt und sie in der Richtung nach der Mündung fortbewegt. Diese Auffassung ist freilich nicht frei von Schwierigkeiten. Möglicherweise führt auch die „Harnblase" saugende Bewegungen aus. Es ergeben sich hier ähnliche Schwierigkeiten für das Verständnis der Mechanik der Exkretentleerung wie bei den Spinn- und Speicheldrüsen.

Bei der Küchenschabe (*P. orientalis* L.) liegt dem Epithel außen eine longitudinale Schicht zarter platter Muskelfasern in lockerer Verteilung auf, quergestreifte Bänder, die sich verästeln und untereinander anastomosieren. Eine Grenzlamelle fehlt. Das Epithel ist niedrig, und seine Zellen sind so groß, daß nur ungefähr sechs auf einen Querschnitt kommen. Sie schließen ohne Intercellularlücken mit deutlicher zarter Membran dicht aneinander und tragen an ihrer Oberfläche einen Stäbchensaum.

[1]) Diese Grenzlamelle besteht nach K. C. Schneider's (1902) Vermutung in der Tat wohl nicht, sondern wird durch die flächenhaft entwickelten Fortsätze der Tracheenendzellen vorgetäuscht. Nach Grandis (1890) enden die Tracheen in den Zellen frei und anastomosieren nicht miteinander.

Im Plasma liegen gewöhnlich Exkretkörner, welche vor ihrem Durchtritt durch den Stäbchensaum in feine Granulationen zu zerfallen scheinen. sie enthalten ferner reichlich Flüssigkeit, welche helle Kanälchen zwischen den Plasmafäden bildet. Die Exkretkörner treten zuerst basal auf und wandern später zur Oberfläche. Dies Fortschreiten des Exkretionsvorganges läßt sich am deutlichsten durch Injektion von Indigkarmin in die Leibeshöhle nachweisen; dies tritt dann zuerst als Indigoweiß in der Zellbasis auf, um später als Indigoblau an der Oberfläche des Stäbchensaumes zu erscheinen. Die Reaktion der Zellen ist alkalisch; die V. malpighii gleichen daher funktionell den Nierenkanälchen der Crustaceen (Indigoniere), wenngleich die gebildeten Exkrete verschiedener Art sind. Der Inhalt des Röhrenlumens unterscheidet sich morphologisch wesentlich vom Inhalte der Zellen. Es enthält Körner von harnsaurem Natron und harnsaurem Ammoniak, oxalsaurem Kalk und blassen Leucinkugeln (K. C. Schneider 1902).

Übrigens zeigen die V. malp. bei den Insektengattungen mannigfache Verschiedenheiten in ihrem Bau. So fanden Léger und Hagenmuller (1898) bei *Scaurus* (Tenebrionidae) keine distinkten Zellen, sondern ein von runden Kernen durchsetztes Syncytium, das an seiner Oberfläche passiv bewegliche Wimpern tragen soll, welche von verschiedener und zum Teil beträchtlicher Länge sind und am Ende der Schläuche fehlen. Henneguy hat die Beobachtungen von Léger und Hagenmuller z. T. dahin berichtigt, daß bei der Larve von *Tenebrio molitor* L., *Chironomus* und *Attagenus pellio* L. in Kochsalzlösung (6:1000) die Fortsätze der Oberfläche unbeweglich verharren, aber nach einiger Zeit sich in die Zelle zurückziehen. In der Salzlösung sind die Zellgrenzen nicht deutlich, und so entsteht das Bild eines Syncytiums. Nach Anwendung einer Fixierungsflüssigkeit treten jedoch die Grenzen deutlich hervor.

Die Epithelzellen der Malp. Schläuche sind von auffallender Größe und springen oft mit ihrer konvexen Oberfläche in das Lumen vor. Auch die Kerne pflegen groß und entweder rundlich (*Chrysopa*, *Dytiscus* und viele andere) oder verzweigt zu sein (Lepidopterenlarven u. a.). An der Zelloberfläche tritt in manchen Fällen statt des Stäbchensaumes eine Intima auf. Der Stäbchensaum kann der Imago fehlen, obwohl er der Larve zukommt (z. B. *Chrysopa*). In den Lücken zwischen den großen Zellen trifft man bei manchen Insekten (z. B. *Chrysopa*) kleine Zellen, deren Deutung unsicher ist.

Übrigens sei bemerkt, daß der histiologische Bau der V. malp. in ihren verschiedenen Abschnitten nicht übereinstimmen muß. Möbusz vermochte bei der *Anthrenus*-Larve drei differente Abschnitte zu unterscheiden, Samson (1908) bei der *Heterogenea*-Raupe vier: der am blinden Ende gelegene Abschnitt (*a*—*c*) hat eine hohe Epithelwand und enthält in seinem Lumen radiär angeordnete Kristallnadeln (Exkrete); der zweite Abschnitt hat eine plattzellige Wand, seine Exkrete sind kurze massige Kristalle von länglicher, nicht immer scharfkantiger Oktaëderform und dann mehr wetzsteinförmig (*c*—*d*); im dritten Abschnitt (*d*—*b*) werden die Kristalle kürzer und kleiner, ohne daß im Bau des Gefäßepithels eine Veränderung einträte, und weiter proximalwärts werden nur noch kleine Körnchen ausgeschieden; im vierten Abschnitt liegen keine von ihm selbst produzierten geformten Exkrete mehr, doch scheint er Flüssigkeit zu sezernieren (Fig. 206).

An der Basis der V. malp. findet sich bei vielen Insekten ein Ring

indifferenter Zellen (sog. Imaginalring). Samson beobachtete in ihm eine indirekte Kernteilung, fand ihn aber nur von untergeordneter Bedeutung für die Umbildungen während der Metamorphose.

Da wo sehr zahlreiche V. malp. vorhanden sind, können sie untereinander verschieden sein. So fand Wm. S. Marshall (1906) bei *Diapheromera* (Phasmidae) die vorderen Schläuche dicker und kürzer, die hinteren dünner und länger. Jedes der weiteren vorderen Gefäße vereinigt sich mit fünf der hinteren; sie bilden zusammen einen Raum, der sich in den Darm öffnet.

Recht eigenartigen Verhältnissen begegnen wir bei den Larven der Cecidomyiden, indem ihre beiden Malpighischen Schläuche kontinuierlich ineinander übergehen und so einen einheitlichen Schlauch bilden, welcher mit zwei Öffnungen in den Enddarm mündet (Fig. 207), Giard (1893).

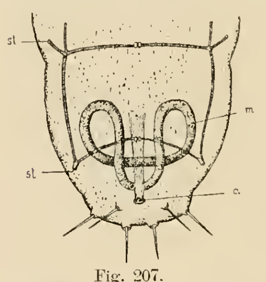


Fig. 207.
Endpartie der Larve einer *Cecidomyia* von *Senecio jacobaeae*. Vergr. (Laboulbène 1893.)
m Vasa malpighii; *a* Anus; *st* Stigma.

Auch bei den Coleopteren kann eine verschiedene Differenzierung der Malpighischen Schläuche eintreten. Holmgren (1903) fand bei *Apion flavipes* Payk. (Curculionidae) vier normale und zwei diesen gegenüber mündende auffallende Exkretionsorgane in Gestalt keulenförmiger acinöser Drüsen (Fig. 208), deren Wand sich durch das Fehlen des Stäbchensaumes von den normalen V. malpighii unterscheidet und viel größere Exkrete produziert. Die Drüsen sind von zweierlei Art: die proximal gelegenen scheiden ein körniges Exkret aus, die distal gelegenen sondern Exkretkugeln ab und sind sehr viel größer als die ersteren. — Bei dem ♀ von *Dasytes niger* (Cantharid.) kommen zu den sechs normalen V. malp. noch ebenso viele kolbenförmige exkretorische Anhänge hinzu (Fig. 209), welche vergleichend-anatomisch nicht als umgewandelte Harnschläuche angesehen werden können. Sie stellen kleine Drüsenbläschen dar, welche sich mit einem kurzen, ziemlich weiten Ausführgang in den Darm öffnen. Ihre Wand besteht aus einer äußeren kerneführenden Peritonealhülle und der inneren Epithelschicht, deren Zellen, im Ausführgang noch kaum drüsig, distalwärts an Größe zunehmen und deutlichen drüsigen Cha-

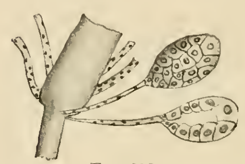


Fig. 208.
Mittel- und Enddarmgrenze von *Apion flavipes* Payk. mit den umgewandelten Malpighischen Schläuchen. (Holmgren 1902.)

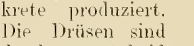




Fig. 209.
Darmtractus von *Dasytes niger* L. mit den Malpighischen Schläuchen u. accessorischen Exkretionsorganen. (Holmgren 1902)

rakter gewinnen. Am proximalen Ende liegen zwei kolossale Drüsenzellen, welchen der Hauptanteil an der Exkretausscheidung zufällt. Die accessorischen Exkretionsorgane scheinen in nahen physiologischen und topographischen Beziehungen zu Oenocyten (siehe diese!) zu stehen (Holmgren 1902).

Daß die Malp. Schläuche während der Metamorphose nach K. Samson (1908) erhebliche Umformungen erfahren und ihr geweblicher Aufbau sowie ihre Funktion bei dem Schmetterling ganz andere sind als bei der Raupe, sei hier nur beiläufig erwähnt (vgl. d. Metamorphose!).

Funktion der Vasa malpighii.

Die ältere Deutung der Malpighischen Schläuche als Leberorgane (Cuvier, Ramdohr, Treviranus, Carus, Dufour, Lacordaire) hat sich als irrtümlich erwiesen. Das Vorhandensein von Harnsäure (Brognatelli 1816) und harnsaurem Ammoniak (Beuggen 1817) kennzeichnet sie als harnabsondernde Exkretionsorgane, als welche sie von der Mehrzahl der Zoologen angesehen werden, während einige sie teils als Leber-, teils als exkretorische Schläuche auffassen. Irgend welche Funktionen, welche denen der Leber gleichzusetzen wären, sind indessen niemals an diesen Organen wirklich beobachtet worden, wogegen Plateau (1873), Schindler (1878) u. a. als Exkretstoffe in ihnen Ammonium-, Calcium-, Natrium-Urate, Calciumoxalate und Harnsäure nachgewiesen haben (vgl. auch Vaney „Über das Vorkommen von Kalksalzen“). Nach Kowalewsky und Cuénot sollen sie auf die von ihnen aufgenommenen Substanzen alkalisierend wirken.

Schindler fand in den Harnschläuchen von Lepidopteren Nadeln (Harnsäure oder oxalsaurer Kalk?), Körnchen (harnsaures Natron, harnsaures Ammoniak), Kristalle von quadratisch-pyramidaler Form; Schloßberger (1857) schon vor ihm bei *Lasiocampa quercus* L. quadratisch-oblonge Kristalle aus oxalsaurem Kalk (vgl. das über die Küchenschabe Mitgeteilte S. 303).

Übrigens können die Exkrete der V. malp. bei der Herstellung des Kokons (Lepidoptera) eine gewisse noch nicht hinreichend bekannte Rolle spielen. Schon Réaumur wußte, daß die ursprünglich weiße Seide des Puppengespinnstes von *Malacosoma neustria* L. nachträglich durch ein zitronengelbes trockenes Pulver gefärbt werde; seine Annahme, dieses Pulver stamme aus den V. Malp., ist seither durch Dewitz und mich bestätigt worden. Ähnlich verhalten sich auch andere Raupen hinsichtlich der Verwendung ihrer larvalen Exkrete (*Leucoma salicis* L., *Bombyx lanestris* L., *Malacosoma castrense* L., *Saturnia pyri* Schiff., *Gastropacha quercifolia* L., *Saturnia yamamay* Guér.) Dewitz (1904) fand, daß der Kokon von *Eriogaster lanestris* L. aus einer Kruste bestehe, welche von den Exkreten der Vasa malp. gebildet wird und immer nur ein feines Seidengespinnst besitze. Die Verklebung der Exkrete und die Erhärtung der Kokons geschieht wohl vielfach unter Mitwirkung der zur Zeit der beginnenden Metamorphose gebildeten und durch den After entleerten Darmprodukte (vgl. Verson 1904).

Zum Schluß sei darauf hingewiesen, daß die Thysanuren außer den Vasa malp. noch andere Exkretionsorgane besitzen, nämlich (abgesehen von geschlossenen Nephrocyten) nach außen mündende Schläuche, welche dem Kopfe angehören und deshalb früher für Speicheldrüsen gehalten wurden. Bei *Machilis maritima* Leach. sind zwei symmetrische, seitlich und in der hinteren Kopfpartie gelegene Exkretionsorgane

entwickelt, welche je aus einem Säckchen, dem „Labyrinth" und dem ausleitenden Kanal bestehen. Medioventral vereinigen sich die beiden letzteren zu einem unpaaren Gang, welcher außen an der Unterlippe mündet (Labialnieren, Bruntz; Fig. 210). Das Säckchen sowie die Wand des Labyrinthschlauches besteht aus exkretorisch tätigen Zellen; die Zellen des Endsäckchens aber scheiden in die Leibeshöhle injiziertes, karminsaures Ammoniak ab, die des sich anschließenden Schlauches dagegen Indigkarmin. Somit verhalten sich diese Nephridialorgane wie die Antennen- und Maxillardrüsen der Crustaceen (Bruntz 1904).

Die Spinndrüsen des Enddarms der Neuropterenlarven und der Larve von *Lebia*.

Die eigentümlichen Spinndrüsen, welche sich im Enddarm der Neuropterenlarven vorfinden, sind kürzlich von McDunnough (1909) eingehend studiert worden, nachdem sie vor ihm schon andere Autoren beschäftigt haben. Bei der Larve von *Chrysopa* findet McDunnough folgendes: Der Dünndarm besteht aus einer zarten Röhre, die zusammen mit dem Fettkörper und den Malpighischen Schläuchen im 7. Abdominalsegment ein dichtes Knäuel bildet. Gleich in seinen Anfang münden die Vasa malp. ein. Nach etwa Zweidrittel seines Verlaufes tritt er mit den anderen Enden von sechs dieser Schläuche in Verbindung, indem sie sich kreisförmig um ihn herum gruppieren und das Ganze von einer gemeinsamen Hülle umgeben wird. Durch eine Einstülpung, welche lebhaft an die bekannte Verbindung zwischen Vorder- und Mitteldarm erinnert, geht der Dünndarm in das Rectum über. Dieser bei jungen Larven noch unbedeutende Abschnitt schwillt bei den erwachsenen Tieren zu einem kolbenförmigen Körper an und enthält eine hellgelbe Flüssigkeit, das Spinnsekret, welches, als feines Fädchen aus dem Anus heraustretend, von der alten Larve zur Anfertigung ihres Puppenkokons verwendet wird. Kolbe und Siebold meinen, auf ungenaue Angaben älterer Autoren (Réaumur, Ramdohr) gestützt, daß der verdickte Mastdarm von *Myrmeleon* das Spinnsekret absondere, während Meinert den Ort seiner Entstehung in die Vasa malpighii verlegt, eine Auf-

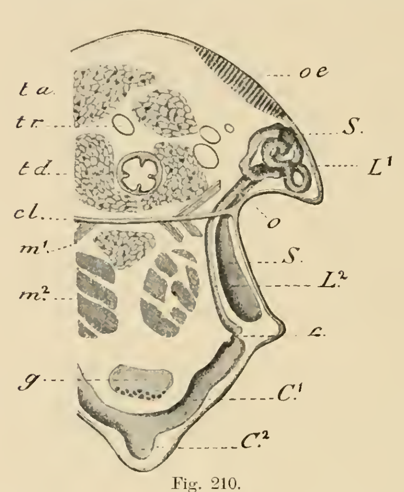


Fig. 210.
Schema zur Darstellung der rechten „Labialniere" von *Machilis maritima* Leach. (Transversalschnitt durch den Kopf.) — Vergr. 40 : 1. (Bruntz 1904.)
L^1, L^2 gewundener und gerader Abschnitt; C^1 Ausführungsgang der rechten Labialniere; C^2 gemeinsamer Ausführungsgang; *c* Knie; *cl* chitinöse Scheidewand; *g* Unterschlundganglion; m^1, m^2 Muskeln; *o* Kommunikation zwischen Endsäckchen und gewundenem Teil; *oe* Auge; *ta* Fettkörper; *td* Oesophagus; *tr* Trachee; *S* Labialniere (distaler Abschnitt.)

fassung, welche von Mc Dunnough geteilt wird. Hinsichtlich der interessanten Details muß auf die Originalabhandlungen verwiesen werden. — Das Rectum dient hier also nicht mehr als Kotreservoir, sondern als Speicherkammer für das Spinnsekret. Es ist leicht einzusehen, daß solche Spinndrüsen, welche ihr Sekret durch den After entleeren, da zur Ausbildung kommen konnten, wo der ganze Enddarm gegen den Mitteldarm abgeschlossen ist und damit seine ursprüngliche Funktion verloren hat. Übrigens behält der Enddarm natürlich die Ausleitung der von den V. malp. (in ihren nicht zu Spinndrüsen umgewandelten Teilen) gebildeten Exkrete bei, welche während des Spinnens nicht unterbrochen zu werden scheint. Nur der nach vorn gerichtete Teil der V. malp. wird zum Spinnorgan und tritt gegen Ende der Larvenperiode in Tätigkeit, während das hintere Ende seine exkretorische Natur beibehält.

Auch bei der *Sisyra*-Larve übernimmt ein Abschnitt der V. malpighii die Produktion des Spinnsekretes. Jeder Malpighische Schlauch zeigt drei differente Abschnitte, von welchen der distale, blind geschlossene die exkretorische Funktion beibehält, die beiden anderen jedoch die Seide liefern. Da die beiden sekretorischen Abschnitte jedoch ihrem histiologischen Aufbau nach verschieden sind, so schließt Lampe (1910, Manuskript), daß wahrscheinlich auch ihre Sekrete different sein werden, und vermutet, daß das Sekret des Basalteiles von mehr klebriger Beschaffenheit sei, sich dem Sekretfaden des mittleren Teiles peripherisch auflagere und ihn während des Spinnens fähig mache, das Haften der Kokonfäden aneinander herbeizuführen, vielleicht auch das schnelle Erstarren des Fadens begünstige. Ähnliche Verhältnisse scheinen auch bei der *Osmylus*-Larve vorzuliegen. Übrigens tritt auch hier erst gegen das Ende der Larvenperiode die Spinndrüse in Tätigkeit.

Sehr interessant ist das von Silvestri (1904) konstatierte Vorkommen von Spinndrüsen ähnlicher Art bei *Lebia scapularis* Fourcr. (Carabidae). Das Spinnsekret der Larve entsteht in dem erweiterten proximalen Teile der Malpighischen Gefäße und tritt aus dem After aus. Während aber bei *Myrmeleon, Sisyra, Chrysopa* usf. das Mitteldarmlumen vom Enddarm abgeschlossen ist, trifft dies bei der genannten Käferlarve nicht zu; der Verschluß des Mitteldarms erscheint also nicht als notwendige Voraussetzung für die Umwandlung eines Teils der V. malpighii zu Spinnorganen.

Wenn die dem Vorderkörper angehörenden Spinndrüsen in letzter Linie von Nephridialorganen abgeleitet werden können, haben wir einen merkwürdigen Fall übereinstimmender Umbildung exkretorischer Organe in Spinnorgane vor uns; die Umbildung betrifft allerdings die Malpighischen Schläuche nur teilweise.

Analdrüsen.

Die Analdrüsen sind, streng genommen, den Hautdrüsen zuzurechnen, weil sie nicht in den Enddarm, sondern auf der Haut münden. Wegen ihrer nahen topographischen Beziehung zum Anus und ihres Namens wegen dürfte sie der Leser in der Regel in dem Kapitel über den Darm suchen, dem wir ihre Besprechung deshalb anschließen.

Die Analdrüsen (vgl. Wagner, Dufour, Meckel, Stein, Karsten, Leydig u. a.) sind bei den Carabiden, Dytisciden und Staphyliniden gut entwickelt. Bei den Carabiden besteht jede der paarigen Drüsen aus dem sezernierenden Abschnitt, einem Sammelkanal, einem

Reservoir und einer Anhangsdrüse. Das meist eiförmige und bisweilen stark muskulöse Reservoir steht durch einen zylindrischen Kanal mit der Außenwelt in Verbindung, welcher bei *Carabus* am Außenrande des Pygidiums ausmündet. Bei den Carabini ist die Entleerung des Inhaltes wegen der starken Muskulatur heftig, und das saure Sekret kann 20—30 cm weit gespritzt werden. — Die Drüsentraube besteht aus runden oder fadenförmigen, kleinen Drüsen (Pseudacini), deren jede sich aus mehreren Zellen zusammensetzt; jede dieser Zellen besitzt ihren eigenen Ausführungsgang. Die Anzahl der Drüsen schwankt innerhalb weiter Grenzen (*Procrustes coriaceus* L. ungefähr 200, *Dyschirius globosus* Herbst nur eine). Da der feinere Bau der Drüsen bei den Carabiden sehr verschieden ist, muß hier von einer eingehenden Darstellung abgesehen werden (siehe besonders Dierckx 1899). — Der bekannte Bombardierkäfer (*Brachynus crepitans* L.) vermag das Sekret seiner Analdrüsen unter hörbarem Geräusch und Bildung einer kleinen Wolke auszustoßen. Das Sekret ist eine klare, sehr flüchtige Flüssigkeit von schwachem, aber charakteristischem Geruch, welche die Haut leicht reizt und auf ihr braune, nicht schmerzende, aber weder mit Basen noch mit Säuren entfernbare Flecke zurückläßt; es wird als Wehrmittel gedeutet. — Ferner besitzen die Carabiden noch die accessorische Drüse, welche, aus einzelligen Drüsen bestehend, traubenförmig erscheint und ihre Ausführungsgänge in den Ausführungskanal der Analdrüse nahe bei deren Ausmündung entsendet (Dierckx 1899).

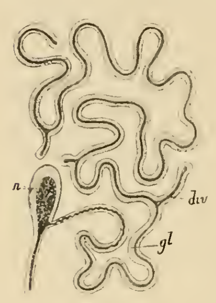


Fig. 211.
Analdrüse von *Dytiscus*. (Dierckx 1899.)
gl Drüsenschlauch mit Seitendivertikeln (*div*); *n* Reservoir.

In dem gasförmigen Sekret der Analdrüsen von *Cerapterus quadrimaculatus* Westw. (Paussidae) ist freies Jod enthalten (Loman 1887).

Die Analdrüsen der Dytisciden, welche schon von Dufour, Meckel und Leydig untersucht wurden, beschreibt Bordas (1898) als paarige umfangreiche Schläuche, deren jeder in eine birnenförmige Blase (Reservoir) einmündet; an diese schließt sich der Ausführgang an, welcher als zylindrischer Schlauch jederseits ein wenig hinter der Afteröffnung am Rande des den After umgebenden Chitinstückes ausmündet. Reservoir und Ausführgang sind reicher mit Muskeln ausgestattet als die Drüse. Diese besitzt (Leydig, Dierckx) einen bis drei kurze Divertikel und ist etwa dreimal so lang wie der Körper, windet sich aber unregelmäßig netzförmig an der Außenwand des Reservoirs auf. Ihr Sekret erscheint chromgelb (Fig. 211). Dufour, Leydig, Meckel und Kunckel d'Herculais schreiben diesen Drüsenorganen der Dytisciden die Bedeutung von Verteidigungswaffen zu, und Bordas vermutet in ihnen Exkretionsapparate. Demgegenüber spricht sich Dierckx dafür aus, daß die Analdrüsen der Dytisciden weder der Verteidigung noch der Exkretion dienen, sondern daß ihnen die Aufgabe zufalle, die Atmung zu unterstützen. Der wahre Verteidigungsapparat sei das Rectum mit seinem umfangreichen Blinddarm, aus welchem der stinkende Kot ausgespritzt wird. Das Sekret der Analdrüse enthält dagegen ein fettes Öl und hat einen angenehmen Geruch. Es überzieht in

dünner Schicht alle den Atemraum zwischen dorsaler Körperwand und den Deckflügeln begrenzenden Flächen, welche infolgedessen vom Wasser nicht benetzt werden. Außerdem werden auch die Elytren an ihrer Oberfläche durch Vermittlung der Schwimmbeine mit dem Öl überstrichen. Damit hätte also die Analdrüse der Dytisciden nicht mehr dieselbe Funktion, wie bei den nahe verwandten Carabiden, sondern sie gleicht den Steißdrüsen der Vögel, welche das Material zum Einfetten der Federn liefern und bei den Schwimmvögeln besonders gut entwickelt sind. Wir haben somit bei den Dytisciden eine sehr interessante Anpassung an das Wasserleben vor uns. (Vergl. Haftapparate der Dytisciden. Kap. Haut.)

Literaturverzeichnis.

Abonyi, A. Über den Darmkanal der Honigbiene (*Apis mellifica* L.). Math. nat. Ber. Ungarn. Bd. 21. 1907.

Adlerz, G. Om digestionssecretionen junte några dermed sammanhängande fenomen hos insekter och myrioproder. Bih. Svenska Akad. Handl. 16. Bd. 1890.

Anglas, J. Sur l'histogenèse du tube digestif des Hyménoptères pendant la métamorphose. C. R. Soc. Biol. 1898.

Axenfeld, D. Invertin im Honig und Insektendarm. Centralbl. f. Physiol. Bd. 17. 1903.

Balbiani, E. G. Sur la structure du noyau des glandes salivaires chez les larves de *Chironomus*. Zool. Anz. 1881.

— Études anatomiques et histologiques sur le tube digestif des *Cryptops*. Arch. Zool. expér. 2. sér. T. 8. 1890.

Basch. Untersuchungen über das chylopoëtische und uropoëtische System der *Blatta orientalis*. Sitzungsber. d. math. nat. Kl. d. Acad. Wien. 33. Bd. 1858.

Beauregard, H. Structure de l'appareil digestif des Insectes de la tribu des Vésicants. C. R. Acad. Sc. T. 99. 1884.

Becher, E. Zur Kenntnis der Mundteile der Dipteren. Denkschr. Acad. Wiss. Wien. Bd. 45. 1882.

Bellesme, J. de. Recherches sur la fonction des glandes de l'appareil digestif des Insectes. Compt. rend. Acad. Sc. Paris. T. 82. 1876.

Biedermann. Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung. Pflügers Archiv f. Physiol. Bd. 72. 1898.

— Die Aufnahme, Verarbeitung und Assimilation der Nahrung in: Handbuch der vergl. Physiologie v. H. Winterstein. Jena 1910.

Bizzozero. Sulle ghiandole tubulari del tubo gastro-enterico e suoi rapporti coll' epitelio di rivestimento delle mucose. Att. Acad. di Torino. T. 27. 1892.

— Über die schlauchförmigen Drüsen des Magendarmkanals und die Beziehungen ihres Epithels zu dem Oberflächenepithel der Schleimhaut. Arch. mikr. Anat. 42. Bd. 1893.

Blanc, L. Étude sur sa sécrétion de la soie et la structure du brin et de la bane dans le *Bombyx mori*. Lyon 1889.

Bordas, L. Appareil digestif des Blattidae. Bull. Mus. hist. nat. Paris. 1896.

— The Anal Glands of the Aphodiinae. Nat. Sc. Vol. 14. 1899.

— Morphologie générale et étude anatomique de la larve d'*Io irene*. Chenille séricigène de la Guyane Française. Ann. Inst. colon. Marseille (2). Vol. 3. 1905.

— Glandes annexes ou accessoires de l'appareil séricigène des larves d'*Io irene* Boisduval. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 141. 1905.

— Sur les glandes séricigènes et les glandes mandibulaires d'une larve de Lépidoptère exotique (*Io irene* Cramer et Boisduval). C. R. Ass. franç. Av. Sc. Sess. 34. 1905.

— Der Kropf und Kaumagen einiger Vespidae. Zeitschr. f. wiss. Insektenbiol. Bd. 1. 1905. (Übers. v. Chr. Schröder.)

— L'intestin antérieur (jabot et gésier) de la Xylocope (*Xylocopa violacea* L.). Trav. Scient. Univ. Rennes. T. 4. Bull. Soc. Scient. med. Ouest. Rennes. T. 14. 1905.

Bordas, L. Sur les glandes (salivaires céphaliques et métathoraciques) de quelques Hémiptères. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 140. 1905.
— Sur quelques points d'anatomie du tube digestif des Nepidae (*Nepa cinerea* L.). C. R. Soc. Biol. Paris. T. 58. 1905.
— Anatomie des glandes salivaires de la Nèpe cendrée (*Nepa cinerea* L.). C. R. Soc. Biol. Paris. T. 57. 1904.
— Les glandes salivaires des Nepidae (*Nepa cinerea* L.). Anat. Anz. Bd. 26. 1905.
— Sur les glandes annexes de l'appareil séricigène des larves de Lépidoptères. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 139. 1904.
— Morphologie et structure histologique des glandes mandibulaires des larves d'Arctiidae. C. R. Soc. Biol. Paris. T. 58. 1905.
— Structure du jabot et du gésier de la Xylocope (*Xylocopa violacea* L.). C. R. Soc. Biol. Paris. T. 58. 1905
— Anatomie et structure histologique du tube digestif de l'*Hydrophilus piceus* L. et de l'*Hydrous caraboides* L. C. R. Soc. Biol. Paris. T. 56. 1904.
— L'appareil digestif des larves d'Arctiidae (*Spilosoma fuliginosa* L.). C. R. Soc. Biol. Paris. T. 56. 1904.
— Sur les glandes mandibulaires de quelques larves de Lépidoptères. C. R. Soc. Biol. Paris. T. 57. 1904.
— Anatomie et structure histologique de l'intestin terminal de quelques Silphidae (*Silpha atrata* L. et *S. thoracica* L.). C. R. Soc. Biol. Paris. T. 55. 1903.
— Les glandes mandibulaires des larves de Lépidoptères. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 136. 1903.
— L'appareil digestif des Silphidae. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 137. 1903.
— Variations morphologiques et anatomiques présentées par le gésier chez quelques Coléoptères. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 135. 1902.
— Le tube digestif de la nymphe d'*Acherontia atropos* L. C. R. Soc. Biol. Paris. T. 54. N. 36. 1902.
— Anatomie du tube digestif des Hyménoptères. C. R. Paris. T. 118.
— Appareil digestif d'un Orthoptère de la famille des Gryllidae, le *Brachytrypes membranaceus*. C. R. Paris. T. 122. 1896.
— Anatomie des glandes salivaires des Hyménoptères de la famille des Ichneumonides. Zool. Anz. Bd. 17. 1894.
— Glandes salivaires des Apides. *Apis mellifica*. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 119. 1894.
— Appareil glandulaire des Hyménoptères. Ann. Sc. Nat. Zool. T. 119. 1894.
— Considérations générales sur l'appareil digestif des Phasmidae. Bull. Mus. Paris 1896.
— Les glandes salivaires des Pseudoneuroptères et Orthoptères. Arch. Zool. expér. Vol. 5.
— Étude sur l'anatomie et histiologie du rectum et des glandes rectales des Orthoptères. C. R. Vol. 126.
— Structure des tubes de Malpighi, du réceptacle urinaire et du canal excréteur (urètre) des Gryllidae. Bull. Soc. Entom. France 1902. C. R. Soc. Biol. Paris. Vol. 54.
— Les tubes de Malpighi des Orthoptères. C. R. Vol. 126. — Ann. Mag. Hist. Vol. 19.
— Morphologie des appendices de l'extrémité antérieure de l'intestin moyen des Orthoptères. C. R. Vol. 135. 1897.
— L'appareil digestif des Orthoptères. Ann. Sc. Nat. sér. 8. Vol. 5.
— Glandes mandibulaires et glandes labiales de *Cossus ligniperda* Fabr. C. R. Soc. Biol. Paris. T. 54. 1902.
— Les glandes salivaires de la nymphe de *Sphinx convolvuli* L. C. R. Soc. Biol. Paris. T. 55. 1903.
— L'appareil digestif de l'*Arctia caja* L. C. R. Soc. Biol. Paris. T. 55. 1903.
— Anatomie des glandes salivaires des Mantes (*Mantis religiosa* L.). Trav. Scient. Univ. Rennes. T. 5. — Bull. Soc. Sc. méd. Ouest. Rennes. T. 15. 1906.
— Les glandes salivaires de la mante religieuse (*Mantis religiosa* L.). Mém. Soc. Zool. France. T. 20. 1907.
— L'ampoule rectale des Dytiscides. C. R. Soc. Biol. Paris. T. 61. 1906.
— Structure des coecums ou appendices filiformes de l'intestin moyen des Phyllies. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 142. 1906.
— Les glandes céphaliques (glandes séricigènes et glandes mandibulaires) des chénilles de Lépidoptères. Ann. d. Sc. Nat. Zool. Paris. T. 10. 1909.
Bouchardat, A. De la digestion chez le ver à soie. Revue et Mag. de Zool. Sér. 2. T. 3. 1851.

Bruntz, L. Les reins labiaux des Thysanoures. Anat. et Phys. (Note préliminaire). Arch. Zool. expér. (4.) T. 2. 1904.
Bugnion, E. L'appareil salivaire des Hémiptères. Bull. de la Soc. Entom. d. France. 1907.
— L'estomac du Xylocope violet (*Xylocopa violacea* Fabr.). Mitt. Schweiz. entom. Ges. Bd. 11.
—, et N. Popoff, Les pièces buccales des Hémiptères. Arch. Zool. Expér. 5. sér. T. VII. 1911.
Burgess, E. Contributions to the anatomy of the Milk-Wed Butterfly (*Danais archippus* F.). Universary Memoirs Boston. Soc. Nat. Hist. 1880.
— The structure and action of a Butterfly trunk. American Naturalist. Vol. 14. 1880.
Chatin, J. Note sur la structure du noyeau dans les cellules marginales des tubes de Malpighi chez les Insectes et les Myriapodes. Ann. d. Sc. nat. Zool. 6. sér. Vol. 14. Nr. 3. 1882.
Cholodkowsky, N. Zur Frage über den Bau und die Innervation der Speicheldrüsen der Blattiden. Horae Soc. Ent. Ross. Vol. 16. 1881.
— Sur les vaisseaux de Malpighi chez les Lépidoptères. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 99. 1884.
— Sur la morphologie de l'appareil urinaire des Lépidoptères. Arch. Biol. Vol. 6. — C. R. Acad. Sc Paris. Vol. 99. 1887.
— Über die Speicheldrüsen von *Chermes*. Zeitschr. f. wiss. Insektenbiol. Bd. 1. 1905.
Chun. Über den Bau, die Entwicklung und physiologische Bedeutung der Rektaldrüsen bei den Insekten. Frankfurt a. M. Abh. d. Senckenberg. Naturf. Ges. Bd. 10. 1875.
Conte, M. A. La coloration naturelle des soies. C. R. Soc. Biol. Vol. 57. 1904.
Cuénot, L. Études physiologiques sur les Orthoptères. Arch. Biol. T. 14.
Davy, J. Note on the Excrements of certain Insects, and on the Urinary Excrement of Insects. Edinburgh N. Philos. Journ. T. 40 u. 45. 1846. 1848.
— Some observations on the Excrements of Insects, in a lettre adressed to W. Spencer. Transact. Ent. Soc. London. Ser. 2. Vol. 3. 1854.
Deegener, P. Entwicklung der Mundwerkzeuge und des Darmkanals von *Hydrophilus*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 68. 1900.
— Anmerkung zum Bau der Regenerationskrypten des Mitteldarms von *Hydrophilus*. Zool. Anz. 25. Bd. 1902.
— Die postembryonale Entwicklung des Insektendarms. Zool. Anz. Bd. 26. 1903.
— Die Entwicklung des Darmkanals der Insekten während der Metamorphose. Teil I. *Cybister roeselii* Curtis. Zool. Jahrb. 20. Bd. 1904. Abt. Anat.
— Teil II. *Malocosoma castrense* L. Zool. Jahrb. Abt. Anat. 26. Bd. 1908.
— Beiträge zur Kenntnis der Darmsekretion. 1. Teil: *Deilephila euphorbiae* L. Arch. f. Naturgesch. 75. Jahrg. 1. Bd. 1909.
— 2. Teil: *Macrodytes* (*Dytiscus*) *circumcinctus* Ahr. Arch. f. Naturgesch. 76. Jahrg. 1910. 1. Bd. 2. Heft.
— Das Puppenepithel. Zool. Anz. Bd. 34. 1909.
Dewitz, J. Über die Herkunft des Farbstoffes und des Materials der Lepidopterencocons. Zool. Anz. 27. Bd. 1904.
Dierckx, Fr. Étude comparée des glandes pygidiennes chez les Carabides et les Dytiscides avec quelques remarques sur le classement des Carabides. La Cellule. Vol. 16. 1899.
Dimmock. The anatomy of the mouth-parts and of the sucking apparatus of some Diptera. Boston 1881.
Doyère, L. Note sur le tube digestif des Cigales. Ann. des Scienc. natur. Zool. 2. sér. T. 11. 1839.
Dubois, R. Contribution à l'étude de la soie du *Bombyx mori* et du *Saturnia yamamay* Guér. IV. Matières colorantes de la soie verte du *Saturnia yamamay* Guér. Vol. des traveaux du Labor. d'études de la soie. Années 1889—1890. Lyon 1891.
MacDunnough, James. Über den Bau des Darms und seiner Anhänge von *Chrysopa perla* L. Arch. f. Naturgesch. 75. Jahrg. 1. Bd. 3. Heft. 1909.
Eberli, J. Untersuchungen an Verdauungstrakten von *Gryllotalpa vulgaris*. Vierteljahrsschr. d. Naturf. Ges. Zürich. 1892.
Emery. Über den sogenannten Kaumagen einiger Ameisen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 46. 1888.
Engelmann, W. Zur Anatomie und Physiologie der Spinndrüsen der Seidenraupe. Nach Untersuchungen von Th. W. v. Lidth de Jeude. Onderz. Phys. Lab. Utrecht (3). 5. Deel. 1880.
Erhard, H. Über den Aufbau der Speicheldrüsenkerne der *Chironomus*-Larve. Arch. micr. Anat. 76. Bd. 1910.

Faussek, V. Beiträge zur Histiologie des Darmkanals der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. 45. Bd. 1887.
Fernald, H. T. Rectal glands in Coleoptera. American Naturalist. Vol. 24. 1890.
Filippi, F. de. Alcune osservazioni anatomico-fisiologiche sugl'Insetti in generale et in particolare sul Bombice del gelso. Ann. della R. Acad. agric. Torino. T. 5. 1850, 52, 53. — Übersetzt von C. A. Dohrn in: Stett. Ent. Zeitschr. Bd. 13. 14.
— Breve riasunto di alcune ricerche anatomico-fisiologiche sul Baco da seta communicate alla società delle science biologiche di Torino nella tornata des 13. Juglio. Übersetzt von C. A. Dohrn in: Stett. Ent. Zeitschr. Bd. 15.
Frenzel, J. Einiges über den Mitteldarm der Insekten sowie über Epithelregeneration. Arch. mikr. Anat. Bd. 26. 1885.
— Über Bau und Tätigkeit des Verdauungskanals der Larve des *Tenebrio molitor* mit Berücksichtigung anderer Arthropoden. Berlin. Entom. Zeitschr. 1882.
— Über den Darmkanal der Crustaceen nebst Bemerkungen zur Epithelregeneration. Arch. f. mikr. Anat. 25. Bd. 1885.
— Die Verdauung lebenden Gewebes und die Darmparasiten. Arch. Anat. Physiol. Phys. Abt. 1891.
Fripp. Funktionen der Drüsen im Verdauungsapparat der Insekten. D. Naturforscher (Sklarek). 9. Jahrg. 1876.
Fritze, A. Über den Darmkanal der Ephemeriden. Berichte der Naturf. Ges. Freiburg i. Br. Bd. 4. 1888. — Naturw. Rundschau. 4. Jahrg. 1889.
Gadd, G. Contributions à l'anatomie comparée des cigales I. Appareil salivaire. Rev. Russe Entom. St. Pétersbourg. T. 9. 1909 (russisch). Referat von N. v. Adelung. Zool. Centralbl. 17. Bd. 1910.
Gaede, H. M. Physiologische Bemerkungen über die sog. Gallengefäße der Insekten. Nova Acta Acad. Caes. Leopold.-Carolin. Vol. 10. pars 2. 1821.
Garmann, H. Silk-spinning Dipterous larvae. Science. T. 20.
Gehuchten, van. Recherches histiologiques sur l'appareil digestif de la *Ptychoptera contaminata*. La Cellule. T. 6. 1890.
— Contribution à l'étude du mécanisme de l'excrétion cellulaire. La Cellule. T. 9.
Giard, A. Sur l'organe appelé spatula sternalis et sur les tubes de Malpighi des larves de Cécidomyies. Bull. Soc. Ent. France. Vol. 62. 1893.
Gilson, G. Recherches sur les cellules sécrétantes. La soie et les appareils séricigènes. Lépidoptères. La Cellule. T. 6. 1890.
— The odoriferous apparatus of *Blaps mortisaga*. Rep. 58 th meeting Brit. assoc. Adv. Sc. 1889.
— Les glandes odorifères du *Blaps mortisaga* et de quelques autres espèces. La Cellule. T. 5.
— Lépidoptères (suite) II. Trichoptères. La Cellule. T. 10. 1893.
Gorka, S. Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Verdauungsapparates der Coleopteren. Allg. Zeitschr. Ent. 6. Bd. 1901.
Graber, V. Zur näheren Kenntnis des Proventriculus und der Appendices ventriculares bei den Gryllen und Laubheuschrecken. Sitzungsber. d. K. Acad. Wiss. Wien. Math. nat. Kl. Bd. 59. 1869.
— Über die Ernährungsorgane der Insekten und nächstverwandter Gliederfüßler. Mitt. d. nat. Vereins f. Steiermark. Graz. Bd. 2. 1871.
— Verdauungssystem des Prachtkäfers. Ibid. Graz. 1875.
Grandis, V. Sulle modificazione degli epithelii ghiandolari durante la secrezione. Osservazioni. Atti Accad. Torino. Vol. 25. — Arch. Ital. Biol. T. 14. 1890.
Griffiths, A. B. On the Malpighian Tubules of *Libellula depressa*. Proc. Roy. Soc. Edinbourgh. Vol. 15. 1889.
Grube, A. E. Fehlt den Wespen- oder Hornissenlarven ein After oder nicht? — Müllers Archiv f. Physiol. 1849.
Guyénot, E. L'appareil digestif et la digestion de quelques larves de mouches. Bull. Sc. d. l. France. Belgique. T. 41. 6. sér. 1907.
Helm, F. E. Über die Spinndrüsen der Lepidopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. 26. Bd. 1876.
Henseval, M. Les glandes buccales des larves de Trichoptères. La Cellule. T. 12. 1897.
— Les glandes à essence du *Cossus ligniperda*. La Cellule. T. 12. 1897.
Hirschler, J. Über leberartige Mitteldarmdrüsen und ihre embryonale Entwicklung bei *Donacia*. Zool. Anz. Bd. 31. 1906/07.
Holmgren, E. Histologisca studier öfver nôgra Lepidopterlarver digestionscanal och en del af deras Körtelartade bildningar. Ent. Tidskr. Arg. Vol. 13. 1892.
Janet, Ch. Anatomie du gaster de la *Myrmica rubra*. Paris 1902.

Jordan, H. Über extraintestinale Verdauung im Allgemeinen und bei *Carabus auratus* im Besonderen. Biol. Centralbl. Bd. 30. 1910.

Jousset de Bellesme. Physiologie comparée. Recherches expérimentales sur la digestion des Insectes et en particulier de la Blatte. Paris 1876.

— Recherches sur les fonctions des glandes de l'appareil digestif des Insectes. Compt. rend. Acad. Sc. Paris. T. 82. 1876.

— Travaux originaux de Physiologie comparée. T. 1. Insectes. Digestion, Métamorphoses. Paris 1878.

Karawajew, W. Über Anatomie und Metamorphose des Darmkanals der Larve von *Anobium paniceum*. Biol. Centralbl. Bd. 9. 1899.

Karsten, H. Harnorgane von *Brachinus complanatus*. Müllers Archiv f. Anat. u. Physiol. 1848.

Knüppel, A. Über Speicheldrüsen von Insekten. Arch. f. Naturg. 52. Jahrg. (vorläuf. Mitteil. Sitzungsber. Ges. nat. Frde. Berlin 1887). Entom. Nachr. 13. Jahrg.

Korschelt, E. Über die eigentümlichen Bildungen in den Zellkernen der Speicheldrüsen von *Chironomus plumosus*. Zool. Anz. 7. Bd. 1884.

— Über die Struktur der Kerne in den Spinndrüsen der Raupen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 47. 1896.

Kowalewsky, A. Ein Beitrag zur Kenntnis der Exkretionsorgane. Biol. Centralblatt. 9. Bd. 1889.

— Sur les organes excréteurs chez les Arthropodes terrestres. Congrès internat. de Zool. 2. Sér. Moscou. 1892.

Krukenberg, C. Fr. W. Versuche zur vergleichenden Physiologie der Verdauung und vergl. physiol. Beiträge zur Kenntnis der Verdauungsvorgänge. Unters. d. Physiol. Inst. d. Univ. Heidelberg. Bd. 1. 1880.

Kulagin, N. Zur Frage über die Struktur der Zellkerne der Speicheldrüsen und des Magens bei *Chironomus*. Zeitschr. f. wiss. Insektenbiol. Bd. I. 1905.

Laboulbène, A. Recherches sur les appareils de la digestion et de la réproduction du *Buprestis manca*. Thomsons Arch. Entom. T. I. 1857.

Lambrecht, A. Der Verdauungsprozeß der stickstoffreichen Nährmittel, welche unsere Bienen genießen, in den dazu geschaffenen Organen derselben. Bienenwirtschaftl. Centralbl. 8. Jahrg. 1872.

Latter, O. The secretion of potassium hydroxide by *Dicranura vinula* and the emergence of the imago from the cocoon. Trans. Ent. Soc. London. Vol. 32. 1892.

— Further notes on the secretion of potassium hydroxide by *Dicranura vinula* (imago) and similar phenomena in other Lepidoptera. Trans. Ent. Soc. London. Nat. 1895.

Léger, L., et O. Dubosq. Sur les tubes de Malpighi des Grillons. C. R. Soc. Biol. 11. sér. T. 1. 1899.

—, et P. Hagenmüller. Sur la structure des tubes de Malpighi de quelques Coléoptères. C. R. Soc. Biol. 11. sér. T. I. 1899.

— Sur la structure des tubes de Malpighi chez quelques Coléoptères ténébrionides. Bull. Soc. Entom. d. France. 1899.

Levrat, D., et A. Conte. Sur l'origine de la coloration naturelle des soies de Lépidoptères. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 135. 1902.

Leydig, F. Über die Explodierdrüse des *Brachinus crepitans*. Zur Anatomie der Insekten. Arch. Anat. Physiol. 1859.

v. Lidth de Jeude, Th. W. Zur Anatomie und Physiologie der Spinndrüsen der Seidenraupe. Zool. Anz. 1878.

Loew, H. Über die Bedeutung des sogenannten Saugmagens bei den Zweiflüglern. Stett. Entom. Zeitg. 1843.

Loman, J. G. C. Freies Jod als Drüsensekret (*Ceropterus 4-maculatus* Westw.) Tijdschr. Nederl. Dierkdg. Vereen. (2) D. 1. Aufl. 3/4. 1887.

Lucas, R. Beiträge zur Kenntnisse der Mundwerkzeuge der Trichoptera. Arch. f. Naturg. Bd. 59, I. 1893.

Marchal. P. Sur la motilité des tubes de Malpighi. Ann. Soc. Ent. France. Vol. 61. 4. Bull.

— L'acide urique et la fonction rénale chez les Invertébrés. Mém. Soc. Zool. France. T. 3.

— Remarques sur la fonction et l'origine des tubes de Malpighi. Bull. Soc. Entom. d. France. 1896.

Matheson, R., and A. G. Buggles. The Structure of the Silk Glands of *Apanteles glomeratus* L. Amer. Natural. V. 41. 1907.

Meckel, J. F. Über die Gallen- und Harnorgane der Insekten. Meckels Archiv. Bd. 1. 1826.
Meinert. Fluernes Munddele. Trophi Dipterorum. Kjöbenhavn 1881.
Metalnikoff. Sur l'absorbtion du fer par le tube digestif de la Blatte. Bull. d. l'Acad. Imp. des Sciences St. Pétersbourg. 4. 1896.
— Organes excréteurs des Insectes. Bull. Acad. imp. Sc. N. St. Pétersbourg. Vol. 4. 1896 (russisch).
— Recherches expérimentales sur les chenilles de *Galleria mellonella*. Arch. d. Zool. expér. T. 8. N. 8. quatr. sér. 1908.
Meves, F. Zur Struktur der Kerne in den Spinndrüsen der Raupen. Arch. Micr. Anat. 48. Bd. 1897.
Mingazzini, P. Ricerche sul canale digerente dei Lamellicorni fitofagi (Larve e Insetti perfetti). Mitteil. d. Zool. Stat. Neapel. Bd. 9. 1889.
Möbusz, A. Über den Darmkanal der *Anthrenus*-Larve nebst Bemerkungen zur Epithelregeneration. Arch. f. Nat. Bd. 63, I. 1897.
Nagel, W. A. Über eiweißverdauenden Speichel bei Insektenlarven. Biol. Centralbl. 16. Bd. 1896.
Needham, J. G. The digestive epithelium of Dragon-fly Nymphs. Zool. Bull. Boston. Vol. 1. 1897.
Petrunkewitsch, A. Verdauungsorgane von *P. orientalis* und *Bl. germanica*. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 13. 1900.
Pettit, A., et A. Krohn. Sur l'évolution des cellules des glandes salivaires du *Notonecta glauca* Fr. C. R. Soc. Biol. Vol. 57. 1904.
— Sur la structure de la glande salivaire du Notonecte (*Notonecta glauca* L.). Arch. Anat. Micr. T. 7. 1905.
Plateau, F. Recherches sur les phénomènes de la digestion chez les Insectes. Mém. de l'Acad. royale des Sciences etc. de Belgique. T. 41. Bruxelles 1874.
— Note additionelle au Mémoire sur les phénomènes de la digestion chez les Insectes. Bull. Acad. roy. de Belgique. 2. sér. T. 44. 1877.
Poletajew, N. Über die Spinndrüsen der Blattwespen. Zool. Anz. Bd. 8. 1885.
Porta, A. La funzione epatica negli Insetti. Anat. Anz. 22. Bd. 1903.
— La funzione pancreo-epatica negli Insetti. Anat. Anz. Bd. 24. 1904.
— Die Funktion der Leber bei den Insekten. Allgem. Zeitschr. f. Entomol. 7. Bd. 1902.
Portier, P. Recherches physiologiques sur les Insectes aquatiques. 1. Digestion de la larve du Dytique. C. R. Soc. Biol. Paris. T. 66. 1909.
— Digestion des larves de Dytique, d'Hydrobius et d'Hydrophile. Ibid.
Ramdohr, K. A. Abhandlungen über die Verdauungswerkzeuge der Insekten. Halle 1811.
Regener, E. Erfahrung über den Nahrungsverbrauch usw. der großen Kiefernraupe. Magdeburg 1865.
Rengel. Über die periodische Abstoßung und Neubildung des gesamten Mitteldarmepithels bei *Hydrophilus, Hydrous* und *Hydrobius*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 63. 1898.
— Über den Zusammenhang von Mitteldarm und Enddarm bei den Larven der akuleaten Hymenopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 75. 1903.
— Über *Myrmeleon formicarius* L. Sitzungsber. Ges. Nat. Frde. Berlin (p. 140.) 1908.
Ris, Fr. Untersuchung über die Gestalt des Kaumagens bei den Libellen und ihren Larven. Zool. Jahrb. Abt. Syst. Bd. 9. 1896.
Rovelli, G. Alcune ricerche sul tubo digerente degli Atteri, Ortotteri e Pseudoneurotteri. Como, 1884.
Rungius, H. Über eine Besonderheit des Larvendarmes von *Dytiscus marginalis*. Zool. Anz. Bd. 35. Nr. 11. 1910.
Russ, E. L. Die postembryonale Entwicklung des Darmkanals bei den Trichopteren (*Anabolia laevis* Zett.) Zool. Jhrb. Anat. 25. Bd 1908.
— Beiträge zur Kenntnis der Kopfdrüsen der Trichopterenlarven (Mandibular- und Maxillardrüsen). Arch. Zol. Expér. 5. sér. T. 5. 1910.
Sadones, J. L'appareil digestif et réspiratoire larvaire des Odonates. La Cellule. T. 11. 1896.
Samson, K. Über das Verhalten der Vasa Malpighii und die exkretorische Funktion der Fettzellen während der Metamorphose von *Heterogenea limacodes* Hufn. Zool. Jahrb. Anat. 26. Bd. 1908.
Sayce, O. A. On the structure of the alimentary System of *Gryllotalpa australis* with some Physiological notes. Proc. of R. Soc. of Victoria. Vol. 11. 1894.
Sedlaczek. Über den Darmkanal der Scolytiden. Centralbl. f. d. ges. Forstwesen. Bd. 28. 1902.

Semichon, L. Sur l'épithélium de l'intestin moyen de quelques Mellifères. Bull. du Mus. d'Hist. Nat. Paris. 9. Bd. 1903.
Seillière, G. M. Sur une diastase hydrolysant la xylane dans le tube digestif de certaines larves de Coléoptères. C. R. d. l. Soc. d. Biol. 58. Bd. 1905.
Schiemenz. Über das Herkommen des Futtersaftes und die Speicheldrüsen der Biene. Zeitschr. f. wiss. Zool. 38. Bd. 1883.
Schindler, E. Beiträge zur Kenntnis der Malpighischen Gefäße der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. 30. Bd. 1878.
Schloßberger. Untersuchungen über das chemische Verhalten der Krystalle in den Malpighischen Gefäßen der Raupen. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1857.
Schneider, A. Über den Darm der Arthropoden, besonders der Insekten. Zool. Anz. 10. Jahrg. 1887.
— Über den Darmkanal der Arthropoden. Zool. Beiträge. Bd. 2. 1887.
Schönfeld. Die physiologische Bedeutung des Magenmundes der Honigbiene. Arch. Anat. Physiol. Phys. Abt. 1886.
Silvestri, F. Contribuzione alla conoscenza della metamorfosi e dei costumi della *Lebia scapularis* Fourcr. con descrizione dell'apparato sericiparo della larva. Redia. Vol. 2. fasc. 1. Firenze. 1904.
Simpson, C. B. The Alimentary Canal of Certain Lepidopterous Larvae. Proc. entom. Soc. Washington. Vol. 5. 1902.
Simroth, H. Über den Darmkanal der Larven von *Osmoderma eremita* mit seinen Anhängen. Giebels Zeitschr. f. d. ges. Naturw. Bd. 51. 1878.
— Einige Bemerkungen über die Verdauung der Kerfe. Zeitschr. f. d. ges. Naturw. Bd. 51. 1878.
Sirodot. Recherches sur les sécrétions chez les Insectes. Ann. Scienc. nat. 4. sér. Zool. Vol. 10. 1858.
Suckow, F. W. L. Verdauungsorgane der Insekten. Heusingers Zeitschr. f. organ. Physik. Bd. 3. 1849.
Thompson, M. T. Alimentary canal of the Mosquito. Proc. of the Boston Soc. of Nat. Hist. Vol. 32. No. 6. 1905.
Trägårdh, J. Über die cephalopharyngealen Skeletteile und den Pharynx der Fliegenlarve *Ephydra riparia* Fall. Zool. Anz. 25. Bd. 1902.
Treviranus, G. R. Resultate einiger Untersuchungen über den inneren Bau der Insekten (Verdauungsorgane von *Cimex rufipes*). Annal. d. Wetterau. Ges Bd. 1. 1809.
Vaney, M. C. Sur une nouvelle fonction de quelques tubes de Malpighi. Ann. Soc. Linn. Lyon. N. S. 47. 1900.
Vaugel, E. Beiträge zur Anatomie, Histologie und Physiologie des Verdauungs-apparates des Wasserkäfers (*Hydrophilus piceus*). Nat. Hefte. Pest. 10. Bd.
Veneziani, A. Note sulla struttura istologica e sul mecanismo d'escretione dei tubi di Malpighi. Monit. zool. ital. Vol. 14. 1903.
Verson, E. Zur Entwicklung des Verdauungskanals bei *Bombyx mori*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Vol. 82. 1905.
— Zur Färbung der Lepidopterencocons. Zool. Anz. 27. Bd. 1904.
— Il succo gastrico nel baco da seta. Bollet. d. Bachicoltura. 7. Padova. 1881.
Villard, M. J. A. A propos d'une prétendue Chlorophylle de la soie. C. R. Soc. Biol. T. 56. 1904.
Visart. Contribuzione allo studio del sistema digerente degli Arthropodi. Atti d. Soc. Toscana d. Sc. Nat. Vol. 13. 1894.
— Rigenerazione cellulare e modalite della medesima nelle mucosa intestinale. Boll. Soc. Nat. Napoli Vol. 8.
Voinov, D. N. Sur le tube digestif des Odonates. Bull. Soc. de Roumanie. Bucarest 1898.
Werner, F. Zoologische Miscellen. (Die relative Darmlänge bei Insekten und pflanzenfressenden Orthopteren.) Biol. Centralbl. Bd. 14. 1894.
Wertheimer, L. Sur la structure du tube digestif de l'*Oryctes nasicornis*. Compt. Rend. Soc. Biol. Paris. 8. sér. T. 4. 1887.
Wheeler, W. M. The primitive numbers of Malpighian vessels in Insects. Psyche, Vol. 6. 1893.
Wilde, K. F. Untersuchungen über den Kaumagen der Orthopteren. Arch. f. Naturg., 48. Jahrg. 1877.
Wilkinson, J. The pharynx of the *Eristalis* larva. London 1901.

Fünftes Kapitel.

Respirationsorgane.

Von Prof. **Dr. P. Deegener**, Berlin.

Inhaltsübersicht.

Das ursprüngliche Atmungsorgan aller Metazoen ist die Haut, welche schon durch ihre peripherische Lage für diese ihre Aufgabe prädestiniert erscheint. Die Hautzellen nehmen den Sauerstoff aus der Umgebung (Luft, Wasser usw.) auf und geben die durch den Atmungsprozeß entstandene Kohlensäure an die Umgebung ab. Um zu diesem Gasaustausche fähig zu bleiben, darf die Hautoberfläche von dem umgebenden Medium nicht abgeschlossen sein, und wenn dieser Abschluß durch eine Cuticula bewirkt wird, so muß deren Beschaffenheit entweder den Gasaustausch in genügendem Maße möglich lassen, oder es müssen andere Vorkehrungen getroffen werden, welche ihn begünstigen. — Bei der Mehrzahl aller Insekten ist nun bekanntlich eine mächtige, für die Atmung wenig oder gar nicht geeignete Chitincuticula zur Ausbildung gekommen, welche, wenn sie ihre Funktion als Schutzhülle des Körpers und als Ektoskelett für den Ansatz der Muskeln leisten soll, unter den gewöhnlichen Verhältnissen bei Landinsekten nicht zugleich auch dünn genug bleiben kann, um ihre primäre Atmungsfunktion beizubehalten. Wir sehen daher Teile der Haut in Gestalt eines Luftkanalsystems in das Innere des Körpers verlagert, indem bestimmte Bezirke unter Auswachsen zu einer blinden verzweigten Röhre in die Leibeshöhle eindringen. Die Haut stülpt sich zunächst wohl in jedem Segmente oder doch in den meisten Metameren des Körpers röhrenförmig ein, ohne jedoch den Kontakt ihrer Oberfläche mit der Atmosphäre völlig aufzugeben; denn die Atemröhren (Tracheen) bleiben durch je eine Öffnung, die Einstülpungsöffnung (Stigma. Spiraculum, Luftloch) mit der Außenwelt in Verbindung, und die von dem epidermalen Tracheenepithel gegen das Tracheenlumen hin ausgebildete Chitincuticula (Intima) bleibt zugleich so dünn, daß sie den Gasaustausch wenigstens in bestimmten Bezirken

nicht hindert. In diesen wurden die Tracheenwandzellen zu dem respiratorischen Epithel, dessen Tätigkeit sich wahrscheinlich auf die engeren und sehr dünnwandigen Endzweige des stark verästelten Röhrensystems beschränkt, während die stärkeren Stämme und ihre bei vielen Insekten beobachteten Erweiterungen wesentlich nur noch die Aufgabe von Luftleitungswegen und Luftreservoirs behalten. Die primären Stämme, deren je einer ursprünglich zu jedem Spiraculum gehört, treten sekundär miteinander in offene Verbindung; dies bringt den Vorteil mit sich, daß die Luftzufuhr nicht unterbrochen oder gestört werden kann, wenn sich zufällig einmal einige Spiracula verstopfen.

Da nun die zartwandigen Tracheen in der Leibeshöhle zwischen den inneren Organen und der Leibeshöhlenflüssigkeit beständig dem Druck der Muskeln ausgesetzt sind, welcher, auf das Blut übertragen, fast bei jeder Bewegung auf die Luftröhren nachteilig wirken muß, indem er ihre zarten Wände zusammenpreßt und ihre Funktion stört oder unmöglich macht, mußten sie gegen das vollständige, die Luftzirkulation aufhebende Kollabieren durch ihre eigene Festigkeit geschützt werden, doch so, daß nicht eine Verdickung ihrer gesamten Intima ihnen die Respirationsfähigkeit oder leichte Biegsamkeit nahm. Dies geschah in sehr sinnreicher Weise dadurch, daß die Tracheenintima nur teilweise eine Verfestigung erfuhr: eine in engen Spiralwindungen verlaufende Intimafalte („Spiralfaden") verleiht der Atemröhre genügende Festigkeit und Elastizität, alle Bewegungen, zu welchen sie gezwungen werden kann, auszuführen, ohne zu kollabieren oder zu knicken. Zwischen den Umgängen der Spiralfalte bleibt die Dünnwandigkeit bestehen (vgl. die Harmonica-Theorie Sadones' unter Physiologie).

Die schließliche Ausbreitung des Tracheensystems durch den ganzen Körper und das Eindringen oder Herantreten seiner feinen Endzweige in oder an alle Gewebe konnte nicht ohne Einwirkung auf die Gestaltung des Zirkulationssystems bleiben; wenn der Gasaustausch überall durch Vermittelung der Tracheen möglich wurde, war es nicht erforderlich, daß ein kompliziert gebautes Blutgefäßsystem das Blut als Träger der Atemgase einerseits den (ja nicht lokalisierten) Respirationsorganen und andererseits allen Körperregionen zuführte. Daraus erklärt sich die recht einfache Gestaltung des Zirkulationsapparates der Insekten, welche hinter dessen Komplikation bei den Vorfahren der Hexapoden, den segmentierten Leibeshöhlenwürmern, sehr merklich zurückbleibt. Zugleich zeigt sich auch hier das durchgängige Abhängigkeitsverhältnis, in welchem Respirations- und Zirkulationsorgane zueinander stehen, ebenso deutlich wie die Tatsache, daß bei einer phylogenetischen Aufwärtsentwicklung keineswegs alle Organe zu einer höheren Komplikation ihres Baues fortschreiten müssen, sondern auf Grund neuerworbener Organe (hier des Tracheensystems) geradezu einer rückschreitenden Entwicklung anheimfallen können, deren Stehenbleiben auf einem bestimmten Punkte das Bedürfnis des Gesamtorganismus regelt (vgl. Herz).

Für die Hautcuticula ergibt sich eine Abhängigkeit von den Tracheen derart, daß ihre Verdickung über eine bald erreichte und von ihrer Respirationsfähigkeit abhängige Grenze hinaus erst eintreten konnte, wenn zugleich ihr Verlust an Fähigkeit zum Gaswechsel durch die ersten Anlagen der Tracheen ausgeglichen wurde. Wo aber die Kommunikation des Tracheensystems mit der Außenwelt sekundär aufgehoben worden ist (viele Wasserinsekten), sehen wir auch zugleich

eine dünne, die Hautatmung wieder zulassende Körpercuticula entwickelt, wenn nicht durch lokale Verdünnung der Cuticula (Blut- und Tracheenkiemen) ein Ausweg geschaffen ist, welcher eine Inanspruchnahme der gesamten Cuticula im Interesse der Atmung überflüssig macht.

1. Morphologie des Tracheensystems.

Da die Verzweigungen und die Verteilung der Tracheen im Körper der Insekten eine außerordentlich mannigfaltige ist, kann es hier nicht unsere Aufgabe sein, im einzelnen die Formen des Atmungssystems und des Verlaufes seiner Teile darzulegen, und wir beschränken uns darauf, einen allgemeinen Überblick über die gröberen anatomischen Verhältnisse zu geben.

Die Stigmata (Spiracula), deren Bau weiterhin noch eingehender behandelt werden soll, sind die offen bleibenden Einstülpungsöffnungen der Tracheen, die selbst nichts anderes sind, als ins Körperinnere verlagerte Hautpartien. Diese Luftlöcher fehlen bei den pterygoten Insekten (vgl. Apterygota) regelmäßig am Kopfe. Nur wo die Stigmata geschlossen sind (Wasserinsekten), gelangt die Atemluft nicht durch sie, sondern auf anderen Wegen in die Tracheen.

Die Spiracula des Thorax treten gewöhnlich entweder als pro- und metathorakale oder als meso- und metathorakale auf, können aber auch (z. B. Puliciden) an allen drei Thoraxsegmenten entwickelt sein. Die Anzahl der Abdominalspiracula ist schon in ihrer Abhängigkeit von der Anzahl der abdominalen Segmente recht verschieden. Mehr als neun abdominale und zehn (*Japyx* soll elf Paare besitzen) Stigmenpaare im ganzen scheinen nicht vorzukommen. Bei zahlreichen im Wasser oder in anderen flüssigen Stoffen lebenden und parasitären Insekten kommt es zu mehr oder minder weitgehenden Veränderungen im ursprünglichen Verhalten der Spiracula, welche teilweise oder sämtlich sekundär ihre Funktion verlieren können.

Fig. 212. Tracheensystem einer Fliegenlarve in seitlicher Ansicht. (Lang). Vergr.

vs vorderes Spiraculum; *hs* hinteres Spiraculum; *tl* Tracheenlängsstamm.

Man nennt alle diejenigen Insekten holopneustisch, welche als Luftatmer auf dem Lande leben und deren Spiracula durchweg offen und in Funktion bleiben. — Peripneustisch wird bei vielen Larven holometaboler Insekten das Respirationssytem dadurch, daß Meso- und Metathorax keine Atemlöcher aufweisen, dagegen außer den abdominalen ein prothorakales Stigma vorhanden ist. Sind nur noch die hinteren Stigmata des Abdomens in Tätigkeit, so haben wir metapneustische Formen vor uns (viele Larven des Wassers, Bewohner faulender Stoffe und Parasiten). Sind außer den hinteren auch noch thorakale Stigmata (Fig. 212) vorhanden (Oestriden-, Musciden-, Asiliden-Larven), so sind die Tiere als amphipneustisch zu bezeichnen.

Als propneustisch können z. B. die Nymphen der Odonaten benannt werden, welche nur durch das vorderste Stigmenpaar Luft aufnehmen, sowie die Cocciden, die nur zwei Stigmenpaare besitzen,

deren erstes an der Grenze von Pro- und Mesothorax, deren zweites am Metathorax steht (Witlaczil 1886). — Bei allen diesen Bezeichnungen sind nur die Spiracula berücksichtigt, während von den accessorischen Respirationsorganen (Kiemen) abgesehen ist.

Wie die Anzahl, so wechselt auch die Lage der Spiracula an den einzelnen Segmenten. Sie liegen gewöhnlich zwischen zwei Metameren, können aber auch bis auf die Mitte der Segmentseitenfläche verlagert sein, wobei ihre Anordnung normal symmetrisch bleibt. In der Regel gehören sie mehr der Rückenseite an, rücken aber in manchen Fällen auch auf die Ventralseite (Pediculiden). Bei den meisten Coleopteren und Hymenopteren liegen sie verborgen, bei ersteren in den dünnen Intersegmentalhäuten, bei letzteren am vorderen Rande der Segmente; die fernrohrartig ineinandergeschobenen Metamere verdecken sie, ohne den Luftzutritt zu verhindern. Bei vielen anderen Insekten liegen sie frei sichtbar an der Segmentaußenfläche.

Die Tracheen.

Im allgemeinen können wir bei den Insekten zwei Bautypen des Tracheensystems unterscheiden. Im ersten Falle geht von der an jede Stigmenöffnung sich anschließenden Stigmentasche ins Innere des Körpers ein Tracheenstamm, der sich alsbald in eine große Anzahl von Zweigen auflöst, welche, immer feiner werdend, zu den verschiedenen Organen verlaufen. Diese jedenfalls primitivere Form der Tracheenverteilung liegt beispielsweise bei *Machilis* vor, kommt aber auch anderen, höheren Insekten zu (manche Rhynchota und Coleoptera). Das Tracheensystem der allermeisten Hexapoden folgt jedoch dem zweiten, vollkommeneren Bautypus, welcher aus dem primitiveren in der Weise hervorgegangen ist, daß die von den Spiraculis ausgehenden queren Stämme durch jederseits einen oft mächtig entwickelten Längsstamm miteinander verbunden und so in offene Kommunikation miteinander gebracht wurden. Von diesen Längsstämmen entspringen dann die Zweige, welche die einzelnen Organe und Körperbezirke mit ihren feinen Endzweigen versorgen. Im allgemeinen treten von dem Hauptlängsstamme jeder Seite in jedem Segmente drei Tracheenstämme ab: ein dorsaler namentlich zur Versorgung der Rückenmuskulatur; ein mittlerer (visceraler), welcher sich am Darm und an den Gonaden verzweigt; ein ventraler für die Bauchmuskulatur und das Zentralnervensystem (Bauchkette). Zwischen diesen ventralen Ästen kommt es gewöhnlich noch zu einer zweiten Längsverbindung, in welchem Falle dann zwei stärkere und zwei schwächere Längsstämme den Körper durchziehen. In manchen Fällen erreicht indessen der ventrale Längsstamm dieselbe Ausdehnung wie der Hauptstamm. — Wenn die Längsstämme durch quere Tracheenschlingen miteinander verbunden werden, so könnte im Notfalle das gesamte Tracheensystem von einem einzigen Stigma aus ventiliert werden (Fig. 213).

Sehr einfachen Verhältnissen begegnen wir bei den niedersten Insekten; sie erklären sich einerseits aus deren geringer Körpergröße, andererseits aus der Zartheit, welche hier der Cuticula der Haut eigen ist und eine Hautatmung zulassen dürfte. Den Acerentomiden fehlen die Tracheen vollständig, bei den übrigen Collembolen findet man vier Systeme einfacher Tracheenröhren, welche nicht miteinander in Verbindung stehen. Den Tracheen fehlen die Verzweigungen und die Spiralfalte (vgl. Histiologie). Die beiden Stigmenpaare liegen bei den



PROPERTY OF
Z. P. METCALF



